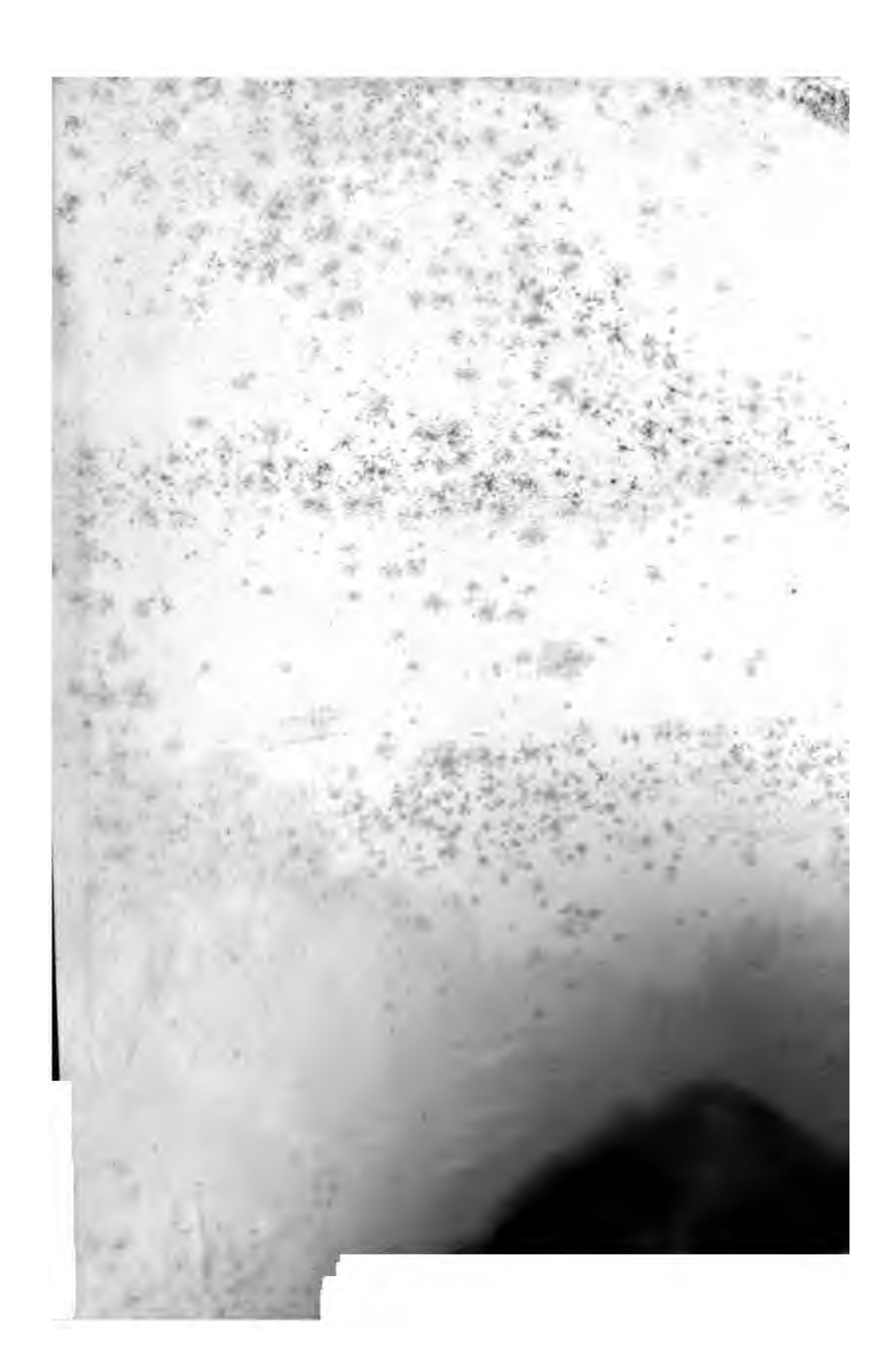
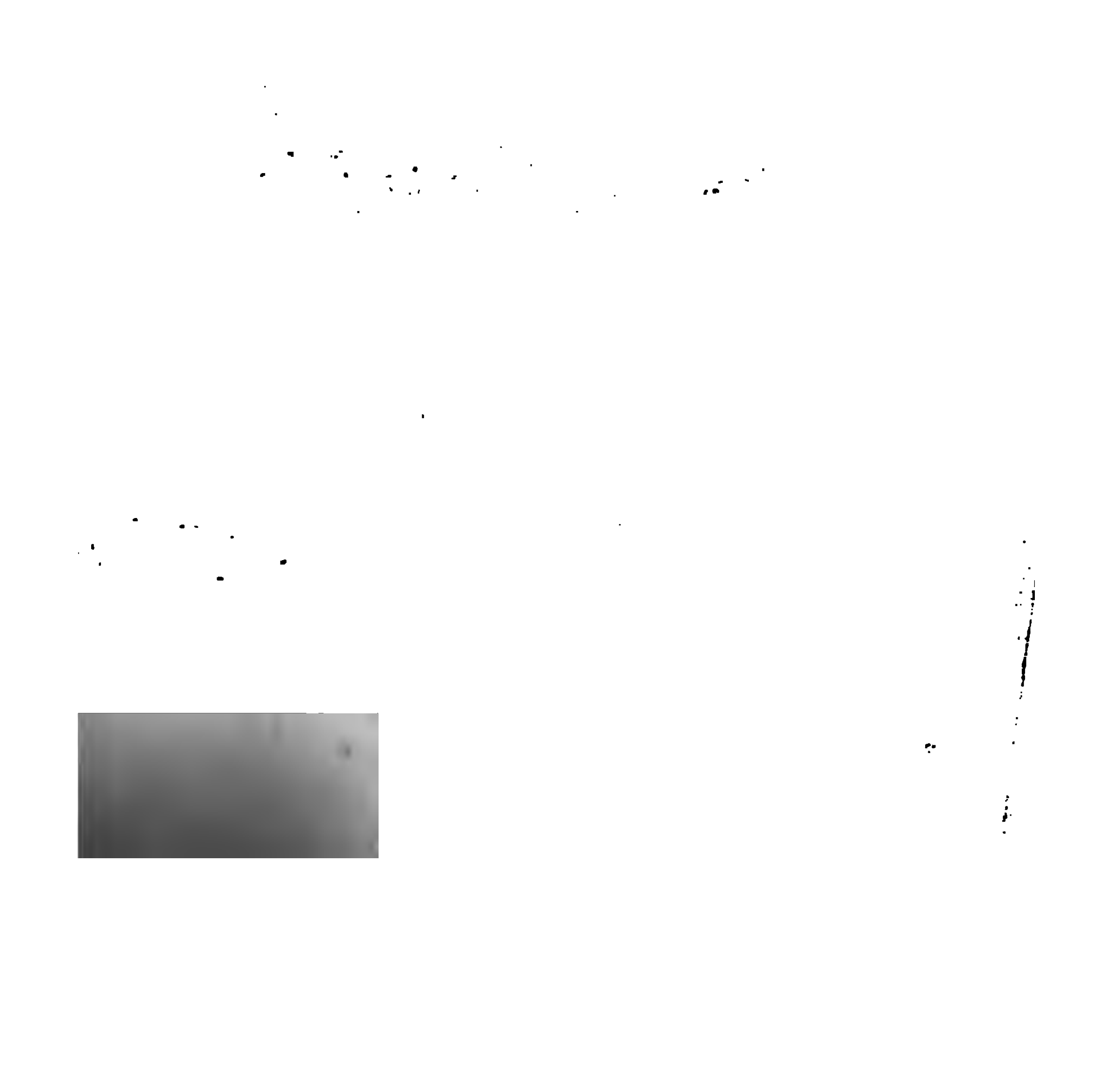










05.

VORLESUNGEN

ÜBER

PFLANZEN-PHYSIOLOGIE

VON

JULIUS SACHS.

ERSTE HÄLFTE

(VORWORT UND BOGEN 1–27.)

MIT FIGUR 1—240 IN HOLZSCHNITT.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1882.

Zweite Hälfte (mit Inhaltsverzeichniss und Register) erscheint im Herbst 1882.



VORLESUNGEN

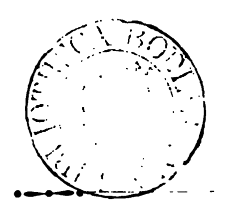
ÜBER

PFLANZEN-PHYSIOLOGIE

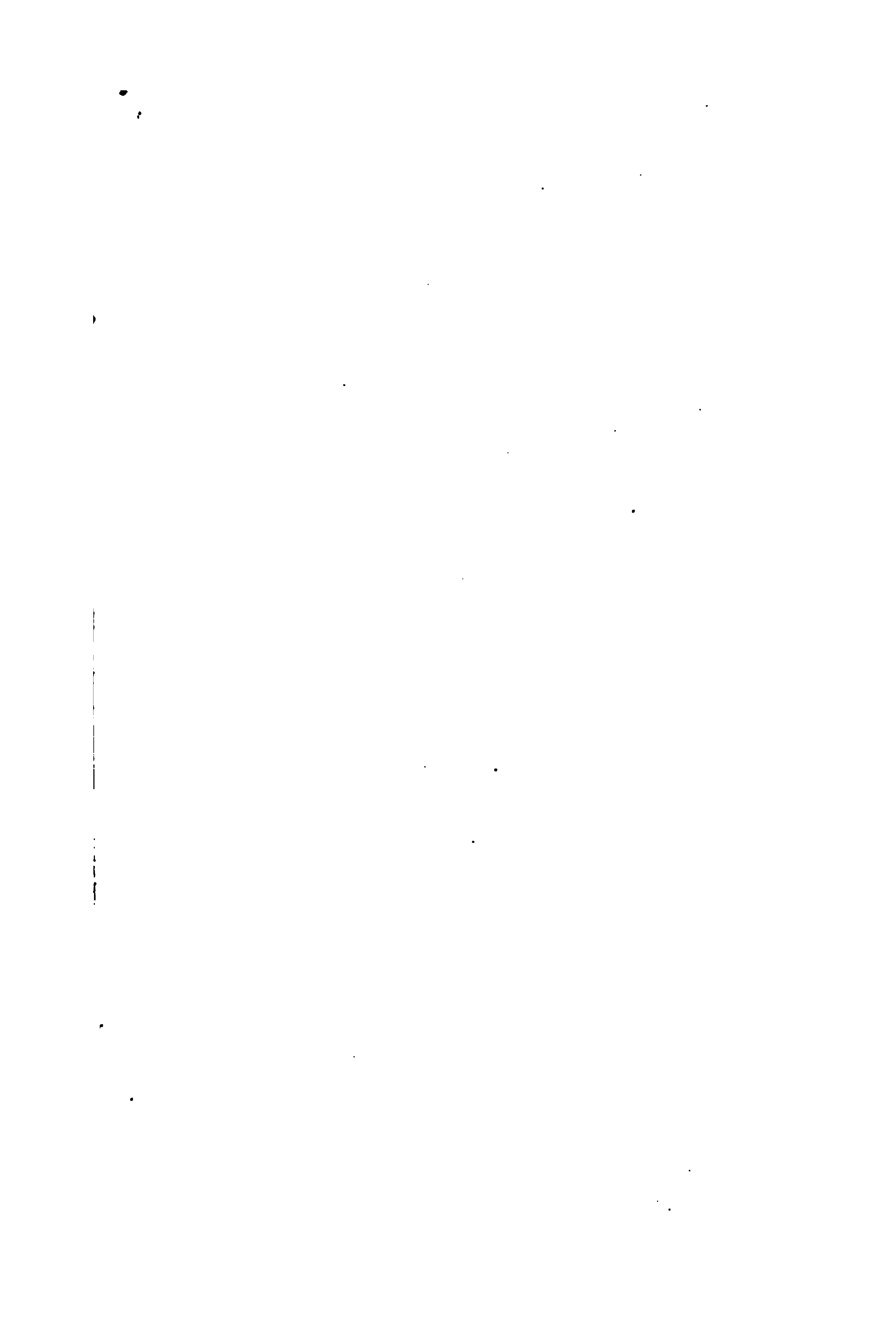
VON

JULIUS SACHS.

MIT 455 FIGUREN IN HOLZSCHNITT.



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1882.



VORREDE.

Nachdem die vierte Auflage meines Lehrbuches der Botanik (von 1874) nahe vergriffen war, trat von Seiten des Herrn Verlegers sowie botanischer Freunde wiederholt die Aufforderung an mich heran, eine fünfte Auflage vorzubereiten. Es ist jedoch eine alte Erfahrung, dass man eine zweite, allenfalls auch eine dritte Auflage eines umfassenden Werkes gern bearbeitet, dass aber eine öftere Wiederholung dem Verfasser schließlich unbequem oder geradezu zur Qual wird. Nachdem ich dies schon bei der vierten Auflage hinreichend an mir erfahren hatte, konnte ich mich zu einer fünften nicht mehr entschließen. Abgesehen von äußeren Umständen veranlasste mich dazu vorwiegend die fortschreitende Ausbildung meiner wissenschaftlichen Überzeugungen. Meine Auffassung wichtiger Fragen der Pflanzenphysiologie hat sich, besonders auch in Folge meiner Bearbeitung der »Geschichte der Botanik«, nach verschiedenen Richtungen hin geändert: wie jeder Andere, den herrschenden Meinungen der Gegenwart mehr oder weniger unterliegend, hatte ich manches für wichtig gehalten, was ich nach und nach als unbedeutend und nichtig erkennen musste; höhere Standpunkte und freiere Aussichten eröffneten sich mir im Laufe der Zeit und der Rahmen meines Lehrbuches wollte sich der fortgeschrittenen Einsicht nicht mehr anbequemen. So lange dem Künstler seine Composition gefällt kann er ja hie und da mit einigen Pinselstrichen oder auch mit größeren Veränderungen nachhelfen; das genügt aber nicht, wenn die Composition selbst aufgehört hat, der Ausdruck seiner Idee zu sein; in dieser Lage befinde ich mich nun meinem Lehrbuch gegenüber, denn die Hauptsache an demselben ist für mich die Composition, die Form der Darstellung im Großen und Ganzen.

Auch hatte seit einer Reihe von Jahren in mir der Wunsch immer bestimmtere Formen angenommen, die wichtigsten Ergebnisse der Pflanzenphysiologie so darzustellen, dass nicht nur Studirende, sondern auch weitere Kreise sich dafür interessiren könnten. Das ist jedoch nur durch eine freiere Form der Darstellung zu erreichen und eine solche glaube ich in der Wahl von Vorlesungen gefunden zu haben. Wer aber Vorlesungen hält, hat nicht nur das Recht, sondern auch die Pflicht, seine eigenste Auffassung des Gegenstandes in den Vordergrund zu stellen: die Hörer wollen und sollen wissen, wie sich das Gesammtbild der Wissenschaft im Kopf des Vortragenden gestaltet, es bleibt dabei Nebensache, ob Andere ebenso oder anders denken.

Aus diesem Gesichtspunkte möchte ich das vorliegende Buch beurtheilt wissen: es soll Studirende und gebildete Leser überhaupt in die Pflanzenphysiologie einführen, ohne den ermüdenden Ballast gelehrten Apparates, der in einem Lehr- und Handbuch für Fachmänner allerdings nicht fehlen darf.

Vielleicht ist keine andere Naturwissenschaft dem gebildeten Publicum so unbekannt, wie die Pflanzenphysiologie; weil es trotz der bedeutenden Fortschritte, welche dieselbe in den letzten 20 Jahren gemacht und trotz des Nutzens, den sie stiften könnte, Niemand unternommen hat, in einer bequemen und verständlichen Form ihre festgestellten Ergebnisse mitzutheilen. Diese recht empfindliche Lücke unserer Literatur wünsche ich mit meinen »Vorlesungen« auszufüllen, was natürlich nur dann möglich ist, wenn der Inhalt derselben ein streng wissenschaftlicher bleibt; nur die Form der Darstellung soll von der herkömmlichen sich unterscheiden, in allgemein verständlichen Ausdrücken sich bewegen. Der angedeutete Zweck erheischt aber auch, dass manches dem Fachmann selbstverständlich Scheinende hier ausdrücklich hervorgehoben und erklärt werden musste, dass eine gewisse Breite der Darstellung oft nicht zu umgehen war, wogegen andrerseits manche dem Botaniker wichtige Tagesfragen ganz übergangen oder nur kurz berührt werden konnten; auch musste in dem überreichen Material eine zweckmäßige Auswahl getroffen werden, denn bekanntlich liegt das Geheimniss langweilig zu sein darin, dass man Alles sagt, was man weiß.

Die Literaturangaben hinter den einzelnen Vorlesungen sind nur für diejenigen Leser bestimmt, die etwa, durch mein Buch veranlasst,

wünschen sollten, sich auf dem unwegsamen Boden unserer Literatur weiterforschend selbst zurecht zu finden.

Der Herr Verleger war der Meinung, dass eine neue Bearbeitung des systematischen Theiles meines Lehrbuchs sich naturgemäß an meine »Vorlesungen« anschließen könnte; da ich selbst weder Zeit noch Lust habe, eine entsprechende neue Bearbeitung dieses Theils der Botanik zu unternehmen, so habe ich mit Herrn Professor Goebel ein Uebereinkommen getroffen, wonach derselbe den systematischen Theil meines Lehrbuchs selbstständig und nach eigenem Ermessen neu bearbeitet und als ein besonderes Buch herausgiebt, welches die Leser meiner »Vorlesungen« als Ergänzung benutzen können.

Würzburg, den 27. Juni 1882.

Dr. J. v. Sachs.

INHALT.

Erste Reihe: Organographische Vorbereitung.

Seite

I. Vorlesung: Einleitende Bemerkungen zur physiologischen Organographie der Vegetationsorgane 3

Spross und Wurzel. — Typische, rudimentäre, reducirte Formen. — Abgeleitete und metamorphe Formen. — Stoff und Form der Organe. — Anmerkungen.

II. Vorlesung: Die typischen Wurzeln der Gefäßpflanzen 16

Verzweigung der Keimwurzel. — Ort des Ursprungs der Wurzeln. — Entstehung der Wurzeln. — Eindringen der Wurzeln in die Erde. — Bedeutung der Wurzelhaare. — Verkürzung der Wurzeln. — Übergang von Wurzeln in Sprosse. — Anmerkungen.

III. Vorlesung: Fortsetzung: Über Wurzeln. (Metamorphosirte und reducirte Wurzeln der Gefäßpflanzen; rudimentäre Wurzeln der Moose und Thallophyten) 30

Verholzte und rübenförmige Wurzeln. — Wurzeln der Schmarotzer. — Wurzeln der Muscineen. — Wurzeln der Lebermoose. — Wurzeln der Algen. — Wurzeln der Pilze. — Anmerkungen.

IV. Vorlesung: Die typischen Sprossformen der Gefäßpflanzen 45

Typische Sprosse. — Continuität zwischen Sprossaxe und Blatt. — Dichte Stellung der Blätter am Vegetationspunkt. — Knospen. — Gefäßbündel der Sprosse. — Gliederung der Blätter. — Nervatur der Blätter. — Anmerkung.

V. Vorlesung: Metamorphe und reducirte Sprossformen der Gefäßpflanzen. Sprosse der Muscineen, Algen und Pilze 66

Succulenten, Cladodien. — Schlingende Sprosse, Ranken. — Dornen, Ausläufer, Knollen, Zwiebeln. — Unterirdische Sprosse. — Wurzelähnliche Sprosse. — Sprossbildung der Parasiten. — Beziehung zwischen Chlorophyll und Sprossformen. — Sprosse der Laubmoose. — Sprosse der Lebermoose. — Sprosse der Algen. — Schlussbemerkung. Anmerkungen.

VI. Vorlesung: Über den zelligen Bau der Pflanzen. Protoplasma, Kern, Zellhaut 88

Ursprünglicher Sinn des Wortes: Zelle. — Isolirung der Zellen. — Wand und Inhalt der Zellen. — Chemische Natur des Protoplasmas. — Das Protoplasma. — Bewegungen des Protoplasmas. — Chlorophyllkörner. — Zellkern. — Die Zellwand. — Verschleimung der Zellwand. — Schichtung, Streifung, Tüpfel. — Struktur der Zellwand. — Anmerkungen.

VII. Vorlesung: Entstehung der Zellen 113

Wachsthum und Zelltheilung. — Fachbildung in der Mutterzelle. — Bildung der Fortpflanzungszellen. — Übereinstimmung aller Zellbildungen. — Verhalten des Kerns bei der Theilung. — Entstehung der neuen Wand. — Abweichende Kerntheilungen. — Nicht-celluläre Pflanzen. — Anmerkungen.

VIII. Vorlesung: Gewebeformen und Gewebesysteme. (Genaueres über Hautgewebe und Gefäßbündel) 131

Gemeinsame Wand der Gewebezellen. — Gewebesysteme. — Epidermis. — Cuticula. — Wachsüberzüge. — Spaltöffnungen. — Epidermis der Moose. — Haare. — Physiologische Bedeutung der Haare. — Struktur der Haare. — Gefäßbündel (Stränge). — Struktur der Gefäßbündel. — Gefäßtheil und Siebtheil der Stränge. — Anordnung der Gefäß- und Siebtheile im Strang. — Gefäße. — Gefäßformen. — Siebröhren. — Anmerkungen.

IX. Vorlesung: Fortsetzung über die Gewebesysteme. (Grundgewebe; rudimentäre Gewebedifferenzirungen) 167

Grundgewebe; Hypoderma. — Grundgewebe; Strangscheiden. — Grundgewebe; Sklerenchym. — Grundgewebe; Assimilationsparenchym. — Gewebesysteme der Moose. — Gewebedifferenzirung der Algen. — Gewebedifferenzirung der Pilze. — Anmerkung.

X. Vorlesung: Das nachträgliche Dickenwachsthum der Sprossaxen und Wurzeln 183

Correlation zwischen Dickenwachsthum und Laubkrone. — Cambiumring. — Cambiumprodukte. — Holz. — Kernholz und Splint. — Kork; Periderma. — Borke. — Lenticellen. — Nachträgliches Dickenwachsthum bei Monocotylen. — Anmerkungen.

XI. Vorlesung: Milchröhren und Sekretbehälter 203

Milchröhren. — Verschiedenheit der Sekrete. — Calciumoxalat. — Kohlensaurer Kalk; Sekretschläuche. — Harz- und Gummigänge. — Innere Drüsen. — Hautdrüsen. — Anmerkungen.

Zweite Reihe: Die allgemeinsten Lebensbedingungen und Eigenschaften der Pflanzen.

Seite

XII. Vorlesung: Die allgemeinsten äußeren Lebensbedingungen der Pflanzen . 225

Organische Struktur und äußere Einwirkungen. — Kardinalpunkte der Vegetationstemperatur. — Darstellung der Abhängigkeit durch Curven. — Allgemeines Gesetz der Abhängigkeit. — Abhängigkeit vom Licht. — Tägliche Periodicität. — Einwirkung von Schwere, Licht, Elektricität. — Abhängigkeit vom Wohnort. — Abhängigkeit von Thieren. — Anmerkungen.

XIII. Vorlesung: Molekularstruktur der Pflanzen und ihre physiologische Bedeutung . . . 246

Moleküle, Molekülcomplexe. — Quellung. — Diosmose. — Turgor. — Künstliche Zellen. — Gewebespannung. — Steifheit durch Gewebespannung. — Biegungsfestigkeit durch verholztes Sklerenchym. — Anmerkungen.

Dritte Reihe: Die Ernährung.

XIV. Vorlesung: Die Wasserströmung in den transpirirenden Landpflanzen . . 269

Bedeutung der Wasserströmung für die Ernährung. — Transpiration aus den Blättern. — Aufsteigender Strom im Holz. — Sklerenchym leitet den Wasserstrom. — Vertheilung des Wasserstroms im Blatt. — Geschwindigkeit des aufsteigenden Stroms. — Filtrationsfähigkeit des Holzes. — Abweisung der Capillartheorie. — Berechnung des leeren Raumes im Holz. — Specifische Eigenschaften des Holzes. — Saugung abgeschnittener Sprosse. — Anmerkungen.

XV. Vorlesung: Bedingungen der Transpiration. — Aufnahme des Wassers und der Nährstoffe durch die Wurzeln der Landpflanzen 295

Regulatoren der Transpiration. — Mechanik der Spaltöffnungen. — Spaltöffnungen als Regulatoren der Transpiration. — Transport der Nahrungssalze im Holz. — Aufnahme von Wasser und Salzen durch Blätter. — Wassergehalt des Vegetationsbodens. — Aufnahme des Wassers durch Wurzelhaare. — Aufnahme der im Boden absorbirten Stoffe. — Verwachsung der Wurzelhaare mit Bodentheilchen. — Corrosion von Mineralien durch Wurzeln. — Anmerkungen.

XVI. Vorlesung: Ausscheidung flüssigen Wassers 319

Beweglichkeit des Wassers im Holz durch Druck. — Wasserströmungen im Holz durch Temperaturänderungen. — Das Thränen der Wurzelstöcke. — Periodische Schwankungen des Wasserausflusses. — Mechanik des Thränens der Wurzelstöcke. — Verhältniss zwischen Wurzeldruck und Transpiration. — Tropfenausscheidung an Blättern. — Tropfenausscheidung an nichtcellulären Pflanzen. — Anmerkungen.

XVII. Vorlesung: Die Nährstoffe der Pflanzen 339

Künstliche Ernährung von Pflanzen. — Wirkung des Eisens. — Chlorose. — Quantitatives Wahlvermögen. — Bedeutung der Kieselsäure. — Quantität der Asche in Pflanzen. — Herkunft des Stickstoffs der Pflanzen. — Herkunft des Kohlenstoffs. — Wirkung des Lichtes bei der Assimilation. — Anmerkungen.

XVIII. Vorlesung: Die Erzeugung der organischen Pflanzensubstanz: Assimilation 357

Abscheidung des Sauerstoffs. — Das Chlorophyll ist Assimilationsorgan. — Wirkung des Lichts auf Chlorophyllbildung. — Assimilation in den verschiedenen Theilen des Sonnenspektrums. — Assimilation wird nicht durch die sog. chemischen Strahlen bewirkt. — Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. — Das erste, sichtbare Assimilationsprodukt. Anmerkungen.

XIX. Vorlesung: Entstehung der Stärke im Chlorophyll und in den Stärkebildnern; weitere Schicksale des Chlorophylls 373

Stärke im Chlorophyll. — Assimilationsenergie. — Sichtbare Vorgänge im Chlorophyll. — Stärkebildner. — Chemische Vorgänge im Chlorophyll. — Herbstliche Entleerung der Blätter. — Farbstoff des Chlorophylls. — Anmerkungen.

XX. Vorlesung: Chemische Metamorphosen des Assimilationsproduktes. Physiologische Classifikation der Stoffwechselprodukte 390

Entstehung der Eiweiß-Stoffe. — Verbrauch der Reservestoffe. — Biologische Bedeutung der Stoffwechselprodukte. — Reservestoffbehälter. — Formen der Reservestoff — Aleuronkörner und Krystalloide. — Inulin. — Stärkekörner. — Granulose und Cellulose der Stärkekörner. — Anmerkungen.

XXI. Vorlesung: Reaktivirung der Reservestoffe. Fermente. Ruheperioden . . 412

Fermente. — Wachsende Organe erzeugen Fermente. — Peptone. — Asparagin. — Fette. — Naegeli's Unterscheidung von Ferment- und Gährwirkung. — Ruheperioden der Vegetation. — Anmerkungen.

Seite

XXII. Vorlesung: Wanderung der plastischen Stoffe durch die Gewebe 427

Transport der Baustoffe auf größere Entfernung. — Verbrauch der Baustoffe in wachsenden Organen. — Bewegung und Verbrauch der Baustoffe. — Mechanik der Bewegung plastischer Stoffe. — Bewegung in den Milchgefäßen. — Bewegung der Baustoffe, angeregt durch Wachsthum. — Anmerkungen.

XXIII. Vorlesung: Aufnahme organischer Nahrungsstoffe. Parasiten. Koprophyten. Insektivoren 442

Ernährung der Parasiten. — Einwirkung der Parasiten auf ihre Nährpflanzen. — Verbindung der Parasiten mit der Nährpflanze. — Herkunft der plastischen Stoffe der Parasiten. — Vergleichung von Parasiten und Keimpflanzen. — Dionaea muscipula. — Drosera. — Nepenthes und andere Insektivoren. — Anmerkungen.

XXIV. Vorlesung: Fortsetzung zur vorigen Vorlesung. Ernährung der Pilze; Flechten 460

Verschiedene Einwirkung der Pilze auf Substrate. — Nährstoffe der Pilze. — Nährende und nichtnährende organische Stoffe. Fettbildung. — Gährwirkung der Hefe. — Bakterien, Fäulniss; baumtödtende Pilze. — Fermentwirkung und Gährwirkung der Pilze. — Parasitismus der Flechtenpilze. — Körperform der Flechten vom Chlorophyll bedingt. — Anmerkungen.

XXV. Vorlesung: Die Athmung der Pflanzen. (Selbsterwärmung, Phosphorescenz.) 479

Aufnahme von Sauerstoff, Abgabe von Kohlensäure. — Quantität der ausgeathmeten Kohlensäure. — Zerstörung organischer Substanz durch Athmung. — Intramolekulare Athmung. — Zweck der Athmung. — Messung der Eigenwärme. — Lichterzeugung durch Athmung. — Anmerkungen.

Vierte Reihe: Das Wachsthum.

XXVI. Vorlesung: Räumliche und zeitliche Vertheilung der Wachsthumszustände 499

Das Wachsthum der Pflanzen mit dem der Krystalle verglichen. — Die drei Phasen des Wachsthums. — Der embryonale Zustand der Organe. — Die Streckung der Organe. — Die innere Ausbildung der Organe. — Vertheilung des Wachsthums bei nicht cellulären Pflanzen. — Wachsthum der Pilze. — Wachsthum von Algen und Myxomyceten.

XXVII. Vorlesung: Beziehungen zwischen Wachsthum und Zelltheilung im embryonalen Gewebe 528

Abhängigkeit der Theilungen von der Form der Mutterzelle. — Zellenanordnung unabhängig von morphologischer und physiologischer Natur des Organs. — Bedingungen eines geordneten Zellwandnetzes. — Periklinen, Antiklinen, Trajektorien. — Zellenanordnung in einer elliptischen Scheibe. — Beispiele für das Schema — Die Reihenfolge von Anti- und Periklinen ist gleichgiltig. — Verschiebung der Theilungswände durch Wachsthum. — Anti- und Periklinen in einem ellipsoidischen Körper. — Anti- und Periklinen in Vegetationspunkten. — Der Scheitel des Vegetationspunktes wächst am langsamsten. — Confokale und coaxiale Zellenanordnung. — Scheitelzellen. — Quersegmente an der Scheitelzelle. — Tetraëdrische Scheitelzelle. — Bedeutung der Scheitelzelle. — Anmerkungen.

XXVIII. Vorlesung: Organbildung an den Vegetationspunkten; Verzweigung . . . 559

Formen der Vegetationspunkte. — Eingesenkte Vegetationspunkte. — Umwandlung des Vegetationspunktes in ein Organ. — Progressive Entstehung der Organe am Vegetationspunkt. — Entstehung der Blätter. — Entstehung der Interfoliartheile der Axe. — Sprosse ohne und mit Verzweigung. — Dichotomie oder Gabelung. — Scheinbar endogene Sprossanlagen. — Adventive Vegetationspunkte. — Anmerkung.

XXIX. Vorlesung: Wachsthumsaxe, Polarität, Lateralität, Stellungsverhältnisse . 584

Die Wachsthumsaxe. — Polarität an der Wachsthumsaxe. — Radiär, bilateral, dorsiventral. — Erweiterter Begriff der radiären Struktur. — Dorsiventral, bilateral. — Dorsiventralität. — Dorsiventrale Sprosse. — Lateralität und Blattstellung. — Abweisung der Spiraltheorie. — Parastichen. — Divergenzen. — Anmerkungen.

XXX. Vorlesung: Ursächliche Beziehungen des Wachsthums verschiedener Organe einer Pflanze unter sich. (Correlationen.) 609

Causale Auffassung der Pflanzenformen. — Einwirkung wachsender Sprosse auf andere Sprosse. — Knospenschuppen sind unterdrückte Laubblätter. — Gleichartige Organe als Mitbewerber um die gleichen Bildungsstoffe. — Assimilationsgewebe bildet dünne Schichten. — Assimilirende Flächen bedingen Holz- und Wurzelbildung. — Wurzelthätigkeit bedingt die Leistungen der Blätter. — Anmerkungen.

XXXI. Vorlesung: Einwirkungen von außen her auf die Gestaltungsvorgänge in der Pflanze 626

Erbliche Anlage und äußere Einwirkungen. — Einwirkung der Gravitation auf die Entstehung von Vegetationspunkten. — Ortbestimmende Wirkung der Schwere auf Vegetationspunkte. — Bewegung sprossbildender und wurzelbildender Stoffe. — Wurzelbildung auf der Schattenseite. — Dorsiventrale Struktur durch Beleuchtung erzeugt. — Wirkung von Licht und Schwere auf postembryonales Wachsthum. — Wirkung der Schwere auf postembryonales Wachsthum. — Wirkung des Lichts auf postembryonales Wachsthum. — Etiolement. — Blüthenbildende Reservestoffe in Zwiebeln, Knollen. — Wirkung des Lichts auf postembryonales Wachsthum. — Gallenbildung, Befruchtung. — Anmerkungen.

Seite

XXXII. Vorlesung: Verlauf des Wachsthums während der Streckung. Periodische Änderungen 656

Die große Wachsthumsperiode. — Vertheilung des Wachsthums in der wachsenden Region. — Länge der wachsenden Region. — Passive Bewegung der Knospe und Wurzelspitze. — Nutation durch ungleichseitiges Wachsthum. — Torsion durch Wachsthum. — Wachsthum bei Tag und Nacht. — Auxanometer. — Tägliche Periode des Wachsthums. — Tägliche Periode bei continuirlicher Finsterniss. — Apparat für auxanometrische Beobachtungen. — Anmerkungen.

XXXIII. Vorlesung: Mechanische Ursachen und Wirkungen des Wachsthums der Zellen und Organe 687

Turgor als Ursache des Wachsthums. — Ursache des Turgors. Welken. — Plasmolyse hindert das Wachsthum. — Gewebespannung während des Wachsthums. — Querspannung im Gewebe. — Verhalten eines isolirten Markprismas. — Rindendruck. Gewebespannung in Wurzeln. — Wirkung des Gewebedruckes auf Form und Größe der Zellen. — Veränderung der Holzbildung bei verändertem Rindendruck. — Dickenwachsthum der Baumäste. — Tüllen. Callusbildung. — Innere und äußere Arbeit durch Wachsthum. — Anmerkungen.

Fünfte Reihe: Die Reizbewegungen.

XXXIV. Vorlesung: Betrachtungen über die Reizbarkeit überhaupt 717

Disproportionalität zwischen Reizursache und Reizwirkung. — Reizursache, Reizwirkung, reizbare Struktur. — Reizwirkungen an Krystallen. — Starrezustände reizbarer Organe. — Fortpflanzung und Nachwirkung des Reizes. — Reizfortpflanzung verglichen mit physikalischen Vorgängen. — Spontane periodische Bewegungen. — Specifische Energie reizbarer Organe.

XXXV. Vorlesung: Reizbarkeit und Beweglichkeit protoplasmatischer Gebilde . . 737

Schwärmsporen und Zoospermien. — Geschwindigkeit der Schwärmsporen, Drehung. — Wirkung der Temperatur auf Bewegung der Schwärmsporen. — Emulsionsfiguren. — Wirkung des Lichtes auf Schwärmsporen. — Wirkung der Lichtfarbe und Intensität. — Amöben, Plasmodien. Circulation des Zellplasmas. — Circulation und Rotation des Protoplasmas. — Bewegungen des Chlorophylls. — Ursachen der Chlorophyllwanderung. — Anmerkungen.

XXXVI. Vorlesung: Die periodischen Bewegungen der Laub- und Blumenblätter (Schlafbewegungen) 761

Beleuchtungswechsel bewirkt Bewegungen. — Combination verschiedener Bewegungsursachen. — Phototonus und paratonische Lichtreize. — Bau der Bewegungsorgane. — Gewebespannung in den Bewegungsorganen. — Histologie der Bewegungsorgane. — Veränderung des Wassergehalts durch Lichtwechsel. — Darstellung der Tagesperiode. — Lichtfarben. Mechanik der Bewegung. — Hebelwirkung. Blätter ohne besondere Organe. — Öffnen und Schließen der Blüthen. — Nutzen der Schlafbewegungen. — Anmerkungen.

XXXVII. Vorlesung: Die Reizbarkeit der Mimosa und ähnliche Fälle 787

Beschreibung der Reizerscheinung. — Austritt von Wasser bei der Reizung. — Die Reizbewegung ist Folge der Wasserausstoßung. — Reizbare Staubfäden der Cynareen. — Ursache der Wasserausstoßung aus gereizten Organen. — Die Bewegung resultirt aus Veränderung von Protoplasma und Zellwand. — Die Reizbarkeit der Mimosa als Schutzmittel. — Anmerkungen.

XXXVIII. Vorlesung: Das Winden der Ranken und Schlingpflanzen 803

Organographisches über die Ranken. — Das Winden der Ranken. — Mechanik des Windens. — Reizungsvorgang; dicke und dünne Ranken. — Zweckmäßige Eigenschaften der Ranken. — Richtung des Windens. Nutation vor dem Winden. — Verhalten des windenden Sprosses an der Stütze. — Das Winden ohne Stütze. — Klinostatenbewegung freier Sprosse; schwache Sprosse. — Vergleichung schlingender Sprosse mit Ranken; Geotropismus. — Anmerkungen.

XXXIX. Vorlesung: Geotropismus und Heliotropismus 828

Geotropismus. — Positiver und negativer Geotropismus. — Natur des geotropischen Reizes. — Centrifugalkraft. — Klinostat. — Form der geotropischen Krümmung hängt von Vertheilung des Wachsthums ab. — Formänderungen der Sprossaxe während der Aufrichtung. — Geotropische Krümmung der Grasknoten. — Bewegungsorgane der Blätter. — Abwärtskrümmung. — Vorgänge bei der geotropischen Abwärtskrümmung. — Heliotropismus. — Demonstration des Heliotropismus. — Meine Theorie des Heliotropismus. — Wirkung der Spektralfarben. — Nichtcelluläre Pflanzen. — Anmerkung.

XL. Vorlesung: Die Anisotropie der Pflanzenorgane 855

Begriff der Anisotropie. — Die Anisotropie eine Ursache der Pflanzengestalt. — Radiäre Organe sind orthotrop, dorsiventrale plagiotrop. — Radiäre Organe reagiren allseitig gleich, dorsiventrale verschieden. — Eingerollte plagiotrope Organe sind orthotrop. — Plagiotrope Nebenwurzeln. Sprosse von Marchantia. — Plagiotrope Organe bestehen aus orthotropen Theilen. — Plagiotropismus des Epheus. — Tropaeolum, Kürbis u. a. — Torsion plagiotroper Seitensprosse. — Hydrotropismus. — Positiver und negativer Hydrotropismus. — Anmerkung.

Sechste Reihe: Die Fortpflanzung.

Seite

XLI. Vorlesung: Die Organe der Fortpflanzung. (Allgemeines, Algen, Pilze, Archegoniaten) 883

Vegetative Vermehrung. — Generationswechsel. — Sexualorgane und Sporen. Ascomyceten. — Conjugaten. — Gameten, Zygoten. — Eizellen und Zoospermien (Spermatozoen.) — Fortpflanzung von Vaucheria. — Generationswechsel der Laubmoose. — Archegonien und Antheridien der Laubmoose. — Embryo der Laubmoose. — Fortpflanzung der Gefäßkryptogamen. — Sporangien und Sporen der Equiseten. — Prothallium der Equiseten. — Embryobildung der Farne

XLII. Vorlesung: Fortsetzung: Die Organe der Fortpflanzung. (Die heterosporen Gefäßkryptogamen; Gymnospermen, Angiospermen). 912

Befruchtungsapparat von Marsilia. — Embryobildung bei Marsilia. -- Embryobildung innerhalb der Makrospore. — Pollenkörner. Pollenschlauch, Embryosack. — Nacktsamige Pflanzen. — Natur der Samenknospe und des Samenkorns. — Befruchtung durch den Pollenschlauch. — Samenbildung der Gymnospermen. — Angiospermen oder Blüthenpflanzen. — Blüthe der Angiospermen. — Befruchtung der Angiospermen. — Narbe und Pollenschlauch. Samen mit und ohne Endosperm. — Embryobildung der Angiospermen. — Anmerkung.

XLIII. Vorlesung: Die Wirkung der Sexualzellen auf einander. (Continuität der embryonalen Substanz). 939

Wesen der Befruchtung. — Continuität der embryonalen Substanz. — Fernewirkung der Sexualzellen auf einander. — STRASBURGER über Befruchtung der Farne. — JURANYI über die Befruchtung bei Oedogonium. — Verhalten der Gameten bei der Copulation. — Fernewirkung bei Peronosporeen. — Pollenschläuche.

XLIV. Vorlesung: Vererbung und Verschmelzung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften durch die Befruchtung. (Bastarde). . . . 954

Nur nahe verwandte Formen bastardiren. — Vermischung der elterlichen Eigenschaften. Sexualität der Bastarde. — Bastarde des Weinstocks nach MILLARDET. — Widerstand der Bastarde des Weinstocks gegen Pilzkrankheiten und Phylloxera. — Anmerkung.

XLV. Vorlesung: Einfluss der Abstammung der Sexualzellen derselben Species auf den Erfolg der Befruchtung 965

Dichogamie, Heterostylie, Herkogamie. — Mitwirkung der Insekten bei der Bestäubung. — Aristolochia Clematitis. — Bestäubung bei Salvia. — Bestäubung bei Viola und Epipactis. — Anmerkung.

XLVI. Vorlesung: Zweck der Befruchtung. — Apogamie 978

Zweck der Sexualorgane und der sexuellen Fortpflanzung. — Apogamie. — Vegetative Vermehrung apogamer Pflanzen. — Anmerkung.

Druckfehlerberichtigung.

Seite 15 in der 21. Zeile von oben ist statt »Pollensäcke« zu lesen »Embryosäcke«.

Seite 80 in der 8. und 9. Zeile von oben ist statt »widerstehen« zu lesen »unterliegen«.

Seite 89 in der 6. Zeile von unten ist statt »1867« zu lesen »1667«.

VORLESUNGEN

ÜBER

PFLANZEN-PHYSIOLOGIE

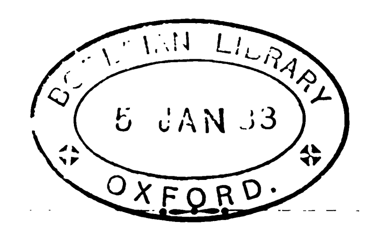
VON

JULIUS SACHS.

ERSTE HÄLFTE

(VORWORT UND BOGEN 1—27.)

MIT FIGUR 1—240 IN HOLZSCHNITT.



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1882.

Zweite Reihe: Die allgemeinsten Lebensbedingungen und Eigenschaften der Pflanzen.

Seite

XII. Vorlesung: Die allgemeinsten äußeren Lebensbedingungen der Pflanzen . 225

Organische Struktur und äußere Einwirkungen. — Kardinalpunkte der Vegetationstemperatur. — Darstellung der Abhängigkeit durch Curven. — Allgemeines Gesetz der Abhängigkeit. — Abhängigkeit vom Licht. — Tägliche Periodicität. — Einwirkung von Schwere, Licht, Elektricität. — Abhängigkeit vom Wohnort. — Abhängigkeit von Thieren. — Anmerkungen.

XIII. Vorlesung: Molekularstruktur der Pflanzen und ihre physiologische Bedeutung 246

Moleküle, Molekülcomplexe. — Quellung. — Diosmose. — Turgor. — Künstliche Zellen. — Gewebespannung. — Steifheit durch Gewebespannung. — Biegungsfestigkeit durch verholztes Sklerenchym. — Anmerkungen.

Dritte Reihe: Die Ernährung.

XIV. Vorlesung: Die Wasserströmung in den transpirirenden Landpflanzen . . 269

Bedeutung der Wasserströmung für die Ernährung. — Transpiration aus den Blättern. — Aufsteigender Strom im Holz. — Sklerenchym leitet den Wasserstrom. — Vertheilung des Wasserstroms im Blatt. — Geschwindigkeit des aufsteigenden Stroms. — Filtrationsfähigkeit des Holzes. — Abweisung der Capillartheorie. — Berechnung des leeren Raumes im Holz. — Specifische Eigenschaften des Holzes. — Saugung abgeschnittener Sprosse. — Anmerkungen.

XV. Vorlesung: Bedingungen der Transpiration. Aufnahme des Wassers und der Nährstoffe durch die Wurzeln der Landpflanzen 295

Regulatoren der Transpiration. — Mechanik der Spaltöffnungen. — Spaltöffnungen als Regulatoren der Transpiration. — Transport der Nahrungssalze im Holz. — Aufnahme von Wasser und Salzen durch Blätter. — Wassergehalt des Vegetationsbodens. — Aufnahme des Wassers durch Wurzelhaare. — Aufnahme der im Boden absorbirten Stoffe. — Verwachsung der Wurzelhaare mit Bodentheilchen. — Corrosion von Mineralien durch Wurzeln. — Anmerkungen.

XVI. Vorlesung: Ausscheidung flüssigen Wassers 319

Beweglichkeit des Wassers im Holz durch Druck. — Wasserströmungen im Holz durch Temperaturänderungen. — Das Thränen der Wurzelstöcke. — Periodische Schwankungen des Wasserausflusses. — Mechanik des Thränens der Wurzelstöcke. — Verhältniss zwischen Wurzeldruck und Transpiration. — Tropfenausscheidung an Blättern. — Tropfenausscheidung an nichtcellulären Pflanzen. — Anmerkungen.

XVII. Vorlesung: Die Nährstoffe der Pflanzen 339

Künstliche Ernährung von Pflanzen. — Wirkung des Eisens. — Chlorose. — Quantitatives Wahlvermögen. — Bedeutung der Kieselsäure. — Quantität der Asche in Pflanzen. — Herkunft des Stickstoffs der Pflanzen. — Herkunft des Kohlenstoffs. — Wirkung des Lichtes bei der Assimilation. — Anmerkungen.

XVIII. Vorlesung: Die Erzeugung der organischen Pflanzensubstanz: Assimilation. 357

Abscheidung des Sauerstoffs. — Das Chlorophyll ist Assimilationsorgan. — Wirkung des Lichts auf Chlorophyllbildung. — Assimilation in den verschiedenen Theilen des Sonnenspektrums. — Assimilation wird nicht durch die sog. chemischen Strahlen bewirkt. — Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes. — Das erste, sichtbare Assimilationsprodukt. Anmerkungen.

XIX. Vorlesung: Entstehung der Stärke im Chlorophyll und den Stärkebildnern; weitere Schicksale des Chlorophylls 373

Stärke im Chlorophyll. — Assimilationsenergie. — Sichtbare Vorgänge im Chlorophyll. — Stärkebildner. — Chemische Vorgänge im Chlorophyll. — Herbstliche Entleerung der Blätter. — Farbstoff des Chlorophylls. — Anmerkungen.

XX. Vorlesung: Chemische Metamorphosen des Assimilationsproduktes. Physiologische Classifikation der Stoffwechselprodukte 390

Entstehung der Eiweiß-Stoffe. — Verbrauch der Reservestoffe. — Biologische Bedeutung der Stoffwechselprodukte. — Reservestoffbehälter. — Formen der Reservestoffe. — Aleuronkörner und Krystalloide. — Inulin. — Stärkekörner. — Granulose und Cellulose der Stärkekörner. — Anmerkungen.

XXI. Vorlesung: Reaktivirung der Reservestoffe. Fermente. Ruheperioden . . 412

Fermente. — Wachsende Organe erzeugen Fermente. — Peptone. — Asparagin. — Fette. — Naegeli's Unterscheidung von Ferment- und Gährwirkung. — Ruheperioden der Vegetation. — Anmerkungen.

XXII. Vorlesung: Wanderung der plastischen Stoffe durch die Gewebe 427

Transport der Baustoffe auf größere Entfernung. — Verbrauch der Baustoffe in wachsenden Organen. —

ERSTE REIHE.

ORGANOGRAPHISCHE VORBEREITUNG.

I. Vorlesung.

Einleitende Bemerkungen zur physiologischen Organographie der Vegetations-Organe.

Wie im Thierreich finden wir auch im Pflanzenreich äußerst einfach organisirte Formen, wo in dem engen Raum mikroskopisch kleiner Zellen an einem kaum wägbaren Quantum vegetabilischer Substanz alle zur Erhaltung des Individuums und zu seiner Fortpflanzung nöthigen Processe sich abwickeln. In solchen Fällen, wie bei den Hefepilzen und manchen sehr kleinen Algen, erscheint daher der Pflanzenkörper wenigstens äußerlich von höchst einfacher Gestalt: in Form einer kugeligen oder ellipsoidischen, scheibenförmigen, schlauchförmigen oder sonstwie geformten Zelle. Von einer Gliederung in verschiedene, nach aussen hin von einander abgegrenzte Organe ist in solchen Fällen nichts zu bemerken. Aber mit zunehmender Vollkommenheit der Organisation treten Theile von verschiedener Gestalt, Organe mit verschiedener Funktion als räumliche Gliederungen des Pflanzenkörpers hervor, deren Lebensverrichtungen sich gegenseitig ergänzen und diesem Zwecke um so vollkommener entsprechen, je mehr jedes einzelne Organ nur einer Verrichtung dient. Mit dieser Theilung der physiologischen Arbeit steigert sich die Vollkommenheit der Organisation eines lebenden Wesens.

Die wichtigste Theilung der physiologischen Arbeit besteht nun darin, dass neben den Organen, welche zur Erhaltung einer schon vorhandenen Pflanze dienen, auch Fortpflanzungsorgane entstehen, d. h. solche, welche ausschliesslich den Zweck haben, neue Pflanzen gleicher Art zu erzeugen. Man kann die ersteren als Vegetationsorgane diesen Fortpflanzungsorganen gegenüber zusammenfassen.

Von ganz vereinzelten Vorkommnissen bei einfach organisirten Pflanzen abgesehen, sind es die Vegetationsorgane allein, welche den gesammten, an einer Pflanze in die Augen fallenden Körper darstellen, die Fortpflanzungsorgane im engeren Sinn des Wortes, die Sporen, Eizellen, Sper-

matozoen, Pollenkörner sind immer von mikroskopischer Kleinheit, obgleich auch umfangreichere, streng genommen dem vegetativen Körper angehörige Theile besondere Formen und Funktionen annehmen können, durch welche sie als Hülfsorgane bei der Fortpflanzung zu wirken im Stande sind; in diese Kategorie gehören z. B. die Blüthentheile der phanerogamen Pflanzen.

Erst wenn wir uns später mit der Physiologie der Fortpflanzungserscheinungen ausführlicher beschäftigen werden, wollen wir auch die Formverhältnisse der Fortpflanzungsorgane näher ins Auge fassen; zur Vorbereitung für die Theorie der Ernährung, des Wachsthums und der Reizerscheinungen im Pflanzenreich genügt es dagegen einstweilen uns mit den wichtigsten Merkmalen der Vegetationsorgane bekannt zu machen. Es kommt mir dabei keineswegs darauf an im Sinne der beschreibenden oder morphologischen Botanik alle möglichen Formverschiedenheiten gleichnamiger Organe im gesammten Pflanzenreich vorzuführen, vielmehr handelt es sich hier darum die wichtigsten Gestaltungsvorgänge von physiologischen Gesichtspunkten ausgehend dem Anfänger zu zeigen, da die bisher übliche rein formale morphologische Betrachtung der Pflanzenorgane die physiologischen Beziehungen derselben gänzlich ausser Acht gelassen hat. Wer sich mit der seit 30—40 Jahren herrschenden formalen Morphologie des Pflanzenreiches ausschliesslich beschäftigt hat, dürfte kaum ahnen, welche Bedeutung die Vegetationsorgane in physiologischer Beziehung haben.

Bei der grossartigen Mannigfaltigkeit der Formen im Pflanzenreich, welches mit einfachen, rundlichen, nur mikroskopisch sichtbaren Organismen beginnt, um sich bis zu Gestalten aufzuschwingen, welche wir in den Bäumen und blühenden Stauden der Phanerogamen vorfinden, ist es nicht leicht in kurzen Worten das Uebereinstimmende in der Natur gleichartiger Organe und ihre wesentlichen Verschiedenheiten anzugeben. Zwar wissen wir, dass von den niedersten Stufen pflanzlicher Organisation bis zu den höchst entwickelten Pflanzen hinauf in allen wesentlichen Punkten immer derselbe Organisationsplan festgehalten wird; es zeigt sich aber, dass sehr häufig Organe, welche ihrem Wesen nach gleichartig sind, nicht nur mit äußerst verschiedenen Formen, sondern auch mit verschiedenen physiologischen Verrichtungen begabt sein können; da sich, wie wir auf dem Standpunkt der Descendenztheorie stehend annehmen, die höher organisirten Formen aus den einfacheren, die mannichfaltigsten Gestalten aus derselben Urform entwickelt haben, so leuchtet einerseits ein, dass sehr verschiedene Organe doch von gleicher ursprünglicher Natur sein können, dass sie aber im Laufe der Veränderungen, welche die gesammte Organisation des Pflanzenreiches in der Zeit erlitten hat, neue Eigenschaften gewinnen, ältere verlieren konnten. Daraus folgt aber, dass man nicht im Stande ist, mit wenigen Worten zu sagen, welche Eigenschaften eines Organes die dem gesammten Bildungsplan des Pflanzenreiches ursprünglich entsprechenden und wesentlichen

sind, mit anderen Worten, es ist nicht möglich, durch einfache Definitionen organographische Begriffe erschöpfend klar zu legen.

Wir schlagen daher einen ganz anderen Weg der Betrachtung ein: ohne uns irgendwie an Begriffsbestimmungen und Definitionen zu kehren, betrachten wir zunächst die verschiedenen Organe, da wo sie ihre ganze Vollkommenheit, ihren typischen Charakter darbieten, und versuchen dann festzustellen, welche Organe in anderen Regionen des Pflanzenreiches mehr oder minder abgestuft dieselben wesentlichen Eigenschaften noch darbieten. Hierbei stellen wir jedoch die physiologischen Eigenschaften in den Vordergrund, die sehr häufig mit den äußerlichen Formverhältnissen, welche den Gegenstand der Morphologie bilden, nur wenig übereinstimmen. Ich glaube aber, dass diese physiologisch-vergleichende Betrachtung der Organe die wahre Natur derselben tiefer auffasst als die bisherige Morphologie.

Vor allem hat es die physiologische Organographie nicht bloss mit den zufälligen, sichtbaren Gestalten der Organe, sondern vorwiegend mit ihren Leistungen für das Leben der Pflanzen zu thun; diese Leistungen aber sind jederzeit nichts Anderes als Reaktionen gegen äußere Einwirkungen, auch wo es nicht so scheint. Jede Reaktion eines Organes gegen äußere Einwirkung aber ist dasselbe, was man gewöhnlich Reizbarkeit nennt, wie später ausführlicher gezeigt werden soll: alle Pflanzenorgane ohne Ausnahme sind in irgend einem Sinne reizbar und die wesentlichen Unterschiede und Uebereinstimmungen der mannigfaltigen Organe hängen vor Allem von ihrer Reizbarkeit ab, d.h. von der Art, wie sie auf äußere Einflüsse reagiren. Und von diesem Gesichtspunkt aus sollen im Folgenden zunächst die Vegetationsorgane charakterisirt werden.

Abweichend von der herkömmlichen Anschauungsweise theilen wir den Vegetationskörper der höher entwickelten Pflanzen in zwei Kategorien von Organen: in Wurzel und Spross. Ihrer ursprünglichen Bedeutung nach ist die Wurzel derjenige Theil einer Pflanze, welcher auf oder in einem Substrat sich befestigend als Haftorgan und im letztern Fall zur Aufnahme der im Substrat enthaltenen Nahrung dient. Der Spross, oder um es allgemeiner auszudrücken, das System der Sprosse einer Pflanze ist dagegen ursprünglich derjenige Theil, welcher außerhalb des Substrates sich entfaltend die Pflanzensubstanz erzeugt und vermehrt und außerdem die Fortpflanzungsorgane, welche niemals an einer Wurzel auftreten, hervorbringt. Dass beide ihre charakteristischen Funktionen erfüllen, hängt von ihrer verschiedenen Reaktion gegen die allgemeinen Naturkräfte, gegen Schwerkraft, Licht, Berührung u.s.w. ab. Dass es, wie wir später sehen werden Wurzeln giebt, welche wie Sprosse über das Substrat hinauswachsen, dass es ebenso zahlreiche Sprosse giebt, welche gleich Wurzeln in das Substrat eindringen, ändert nichts an der ursprünglichen Natur derselben und beweist nur, was schon vorhin erwähnt wurde, dass

mit fortschreitender Ausbildung des Pflanzenreiches, mit fortschreitender Anpassung der verschiedenen Organe an besondere Lebensverhältnisse einzelne Eigenschaften verloren gehen, neue dagegen entstehen können. Dies wird jedoch erst im weiteren Verfolg unserer Betrachtungen klar einleuchten.

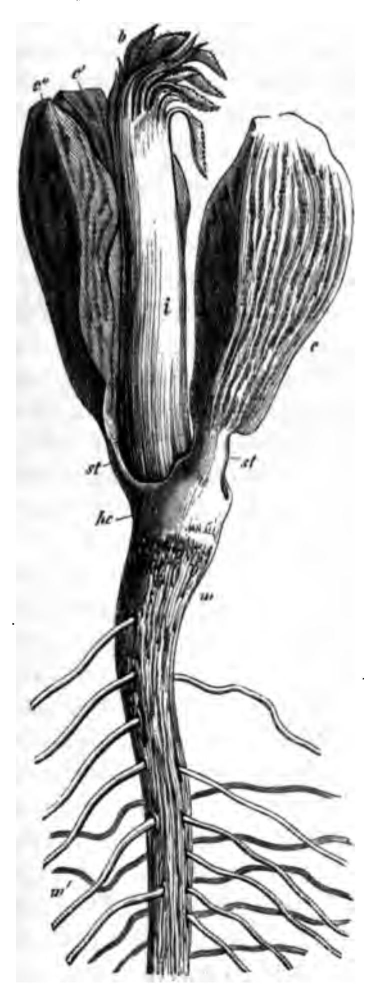


Fig. 1. Keimpflanze der Mandel (Amygdalus communis); *w* die Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln; *hc* das hypocotyle (erste) Glied des Keimsprosses, *c* die Cotyledonen (ersten Blätter), *st* deren Stiele; *i* das erste Internodium der Keimsprossaxe, *b* deren junge Blätter (nat. Größe).

Zunächst wird es gut sein, die Unterscheidung von Wurzel und Spross an einigen wenigen Beispielen näher zu beleuchten.

Lassen wir z. B. eine Mandel in feuchter Erde keimen, so finden wir nach einigen Wochen die schon im Samen enthaltene junge Pflanze (Fig. 1) weiter entwickelt: in den Boden hinab ist die Hauptwurzel *w* gewachsen, und aus ihr treten zahlreiche, dünne, fadenförmige Seitenwurzeln *w'* schief oder horizontal wachsend hervor. Die Sprache hat nicht auf die Botanik gewartet, um diesen im Substrat ausgebreiteten Theil unserer Pflanze als ein besonderes und eigenartiges Organ aufzufassen und durch den Namen Wurzel von den übrigen Theilen zu unterscheiden. — Andererseits erhebt sich an der keimenden Mandel über das Substrat derjenige Theil der Pflanze, der später als Mandelbaum sich in der Luft und am Licht entfalten wird; zunächst besteht er aus einem cylindrischen, aufwärts strebenden Theil *i*, den wir als den künftigen Hauptstamm des jungen Mandelbaumes sofort erkennen und an dessen oberem Theil bereits die jungen Blätter *b* sichtbar sind. Auch die beiden dicken mit Nahrungsstoffen erfüllten Körper (die Cotyledonen), in unserer Figur mit *c* bezeichnet, sind als Blätter zu betrachten, welche aus dem Keimstamm entspringen. Dieses ganze Gebilde nun fassen wir im Gegensatz zur Wurzel unter der Bezeichnung Spross zusammen und unterscheiden an demselben zwei Kategorien von Theilen, nämlich die Blätter (*b* und *c*) und die Sprossaxe *i*. So scharf auch die Blätter hier und in anderen Fällen von der Sprossaxe abgegliedert sind, lässt eine ausgedehnte Vergleichung verschiedener Pflanzenformen doch keinen Zweifel darüber, dass sie eben nur Theile, Auswüchse der Sprossaxe sind und mit dieser als ein Ganzes zusammengefasst werden müssen. Unsere

Pflanze gliedert sich also zunächst in Wurzel und Spross als in die zwei Hauptformen der Vegetationsorgane.

Betrachten wir nun gegenüber dieser hochorganisirten, zu einem Baum sich entfaltenden Keimpflanze eine möglichst einfache, nicht einmal mit Zelltheilungen wachsende kleine Pflanze: das in unserer Fig. 2 dargestellte Botrydium, so finden wir auch hier die beiden Theile, Wurzel und Spross, wieder. Die erstere, aus verzweigten, dünnen Schläuchen bestehend, (*w*) ist in das Substrat (nassen Lehm) eingedrungen, sie befestigt die ganze Pflanze und nimmt zugleich mineralische Nahrungsstoffe aus derselben auf, beides thut sie vermöge einer Reihe von Eigenschaften, welche sie mit der hochorganisirten Wurzel der Mandelpflanze theilt: nur durch die äußere Form und innere, sichtbare Organisation unterscheidet sie sich von jener; die durch besondere Reizbarkeiten vermittelte Funktion ist in allen wesentlichen Punkten dieselbe wie dort. — Der andere Theil unserer Botrydiumpflanze ist eine kugelige Anschwellung des Schlauches, aus welchem die ganze Pflanze besteht; dieser Theil tritt aber über das Substrat hervor und vom Licht getroffen entsteht in ihm der allgemeine grüne Pflanzenfarbstoff, das Chlorophyll; durch dieses ist er im Stande Kohlensäure zu zersetzen und mit Hilfe der von den Wurzeln aufgenommenen Mineralstoffe organisirte Pflanzensubstanz zu erzeugen. In diesem Punkte stimmt der kugelige Spross trotz seiner äußerst einfachen Organisation mit dem hochorganisirten Keimspross der Mandel überein, aber auch ferner in einem zweiten Punkt: eher oder später entstehen in ihm die Fortpflanzungsorgane, wenn auch in viel einfacherer Form als beim Mandelbaum, an welchem erst nach Jahren, wenn der Keimspross kräftig herangewachsen und vielfach verzweigt ist, im Innern der Blüthen, die selbst nur veränderte Sprosse sind, ebenfalls mikroskopisch kleine Fortpflanzungskörper (Eizellen und Pollenkörner) entstehen. Eine ausführliche Darstellung dieser Verhältnisse würde tausend Beispiele aufweisen können, welche schon bei rein äußerlicher Betrachtung alle möglichen Uebergangsformen zwischen der Organisation der keimenden Mandel und unserem Botrydium aufweisen könnte,

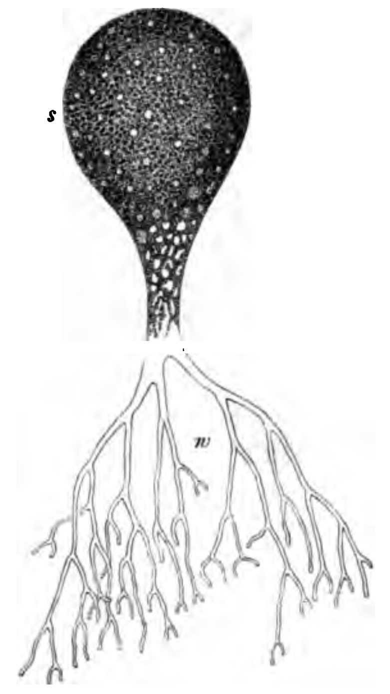


Fig. 2. Botrydium granulatum, eine Alge, ungefähr 30 mal vergrössert; *w* Wurzel, *s* grüner Spross (nach Rostafinski).

wir bedürfen aber zu einer physiologisch richtigen Auffassung des Sachverhaltes dieses Hilfsmittels kaum, da wir nachweisen können, dass der in das Substrat eindringende Theil beider Pflanzen ebenso wie der über das Substrat sich erhebende in beiden Fällen trotz aller Formverschiedenheit doch ganz wesentlich dieselbe Funktion für die ganze Pflanze übernimmt und zu diesem Zweck mit den gleichen Reizbarkeiten ausgestattet ist.

Um nachher sofort allgemeinere Gesichtspunkte für die physiologische Organographie zu gewinnen, wollen wir schliesslich noch ein drittes Beispiel in Betracht ziehen, eine Pflanze von ebenso einfachem Bau wie das Botrydium, die ebenfalls nur aus einem verzweigten Schlauch besteht, einen Schimmelpilz aus der Abtheilung Mucor, den unsere Fig. 3 darstellt. Der tausendfältig verzweigte Theil *m* ist aus der keimenden Spore entstanden und hat sich in dem Substrat (etwa feuchtem Brod oder im Fleisch eines Apfels u. s. w.) verbreitet. Nach einiger Zeit sind aus den Hauptästen dieses Verzweigungssystemes dickere einfache Schläuche hervorgewachsen, welche über das Substrat hinausstreben, an ihrem Ende kugelig anschwellen und in diesen Sporangien Fortpflanzungsorgane erzeugen. Unsere ganze Mucorpflanze besitzt kein Chlorophyll, sie kann daher auch nicht durch Zersetzung von Kohlensäure organische Pflanzensubstanz erzeugen, sie nimmt diese zu ihrem Wachsthum vielmehr aus dem Substrat in sich auf und zwar durch den darin enthaltenen Theil *m*, der trotz seiner abweichenden Organisation sich physiologisch genommen geradeso verhält, wie die Wurzel des Botrydium und der Mandel, indem er durch dieselbe Art von Reizbarkeiten veranlasst in das Substrat eindringt und aus demselben Wasser und Nahrungsstoffe aufsaugt. Wir sind daher vollauf berechtigt, diesen von den Botanikern als Mycelium bezeichneten Theil unseres Pilzes als die Wurzel desselben zu betrachten, und dem entsprechend erscheinen die über das

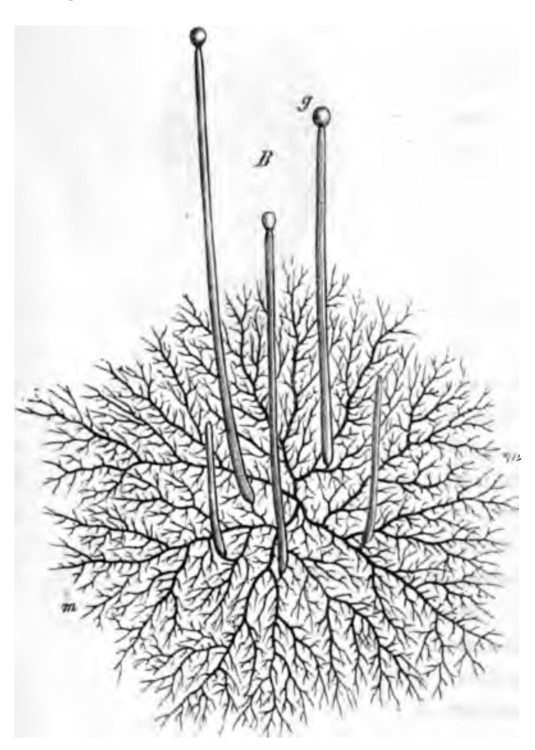


Fig. 3. Phycomyces nitens; *m* das Mycelium (Wurzel) in Gelatine gewachsen; *g* Fruchtträger über das Substrat erhoben.

Substrat hervortretenden Fruchtträger als Sprosse; sie weichen zwar wie schon gesagt, von den bisher betrachteten Sprossformen insofern sehr wesentlich ab, als ihnen die Fähigkeit, aus Kohlensäure Pflanzensubstanz zu erzeugen, mangelt, da sie kein Chlorophyll enthalten; dafür ist ihnen aber die andere Eigenschaft der Sprosse, Träger von Fortpflanzungsorganen zu sein, erhalten geblieben.

Wir sind bei unserer organographischen Betrachtung so, wie es auch in der Geschichte der Wissenschaft hervortritt, von einer hochentwickelten Pflanze ausgegangen, von einer Pflanze, deren Wurzeln Jedermann als solche kennt, deren wesentliche Wurzeleigenschaften in höchster Vollkommenheit ausgebildet sind. Ebenso ist der Keimspross der Mandel das, was die Sprache von jeher als einen Spross bezeichnet hat. Ich nenne solche organische Formen, welche die wesentlichen Eigenschaften in großer Vollkommenheit darbieten und von denen daher eine klare, wissenschaftliche Betrachtung am besten ausgeht: typische Formen und glaube mit diesem Wortgebrauch mich vollkommen mit dem ursprünglichen Sinn des Wortes Typus in Übereinstimmung zu finden. Indem wir nun von typischen Organformen ausgehend abweichende Formen mit ihnen vergleichen, finden wir zweierlei Kategorien derselben; einerseits nämlich begegnen wir in den niederen Regionen des Pflanzenreiches solchen Formen von Organen, speciell von Wurzeln und Sprossen, bei denen die organische Differenzirung überhaupt noch nicht soweit vorgeschritten ist, wie bei den typischen: wir haben es mit schwachen Anfängen zu thun, die noch nicht bis zur typischen Höhe hinaufgelangt sind. In diesem Sinne können wir die Wurzeln unseres Botrydium und Mucor als rudimentäre Wurzeln bezeichnen, insofern als das Wort rudimentum einen Anfangszustand, der noch nicht zur Vollendung gelangt ist, bedeutet. — Im strengsten Gegensatz zu diesen rudimentären Anfangsformen haben wir ferner die zurückgebildeten oder reducirten Formen zu unterscheiden. So wie nämlich vom Standpunkte der Descendenztheorie aus anzunehmen ist, dass aus den einfachen Organismen sich nach und nach die vollkommeneren entwickelt haben, so sind wir auch zu der weiteren Annahme genöthigt, dass aus höher organisirten Formen in Folge besonderer Lebensweise wieder einfacher organisirte entstanden sind und diesen Vorgang bezeichnen wir als Rückbildung oder Reduktion. In besonders klarer Form tritt dieser Vorgang dann ein, wenn Pflanzen, die wir uns ursprünglich immer als chlorophyllhaltig zu denken haben, parasitisch werden; indem sie durch den Parasitismus in die Lage kommen, organische Substanz von außen her aufzunehmen, hören sie auf, solche durch Zersetzung von Kohlensäure zu bilden; damit wird aber das Chlorophyll als Assimilationsorgan überflüssig und in Folge dessen vereinfacht sich die ganze übrige Organisation, soweit sie mit der Chlorophyllthätigkeit zusammenhängt, und da ganz speciell die Sprosse die Träger der Assimilationsorgane sind, verlieren diese mit dem Verlust des Chlorophylls bei Parasiten alle

diejenigen Eigenschaften, welche aus der Chlorophyllthätigkeit entspringen: die größere Flächenbildung und die damit zusammenhängende äußere Gliederung u. s. w. Es bleibt dann den Sprossen nur noch die zweite ursprüngliche Eigenschaft, nämlich Fruchtträger zu sein, übrig und so finden wir es auch bei der dritten vorhin betrachteten Pflanze, dem Mucor, wie bei den meisten übrigen Pilzen und den chlorophyllfreien Phanerogamen.

Recapituliren wir also das Gesagte, so haben wir als die der Betrachtung zuerst sich darbietenden hochorganisirten Formen die typischen. Die Vergleichung mit diesen ergiebt einerseits die noch nicht bis zur typischen Höhe gediehenen rudimentären Organe, wogegen wir als rückgebildete oder reducirte Organe diejenigen betrachten, welche aus typischen Formen durch Vereinfachung ihrer Funktion entstanden sind.

Es ist aber immer sehr schwierig, unsere allgemeinen Begriffe so zu gestalten, dass sie alle in der Natur vorkommenden Fälle umfassen. So ist es auch hier. Sehr häufig nämlich begegnet man organischen Formen, bei denen man nicht weiß, in welche dieser Kategorien man sie stellen soll. Von den Blüthen der phanerogamen Pflanzen z. B. ist es gewiss, dass sie in die Kategorie der beblätterten Sprosse gehören und von rein ästhetischem Standpunkt aus wäre man verführt, sie als die höchst ausgebildeten Sprossformen zu betrachten, wogegen die systematische oder phylogenetische Betrachtungsweise uns zu dem Schlusse führt, dass die Blüthensprosse als veränderte Laubsprosse zu betrachten sind, deren Assimilationsthätigkeit aufgehört hat, indem sie sich an dem Befruchtungsgeschäft betheiligen. In diesem Sinne sind es also reducirte Sprossformen. Ebenso dürfen wir annehmen, dass die Ranken des Weinstockes trotz ihres Chlorophyllgehaltes doch bei der Assimilation der ganzen Pflanze kaum in Betracht kommen, wogegen sie derselben als Kletterorgane dienen und insofern dazu beitragen, dass die grünen Blätter ihr Assimilationsgeschäft kräftig verrichten können. Wieder in anderer Weise dürfen wir die zahlreichen unterirdischen Sprossformen als von grünen Laubsprossen abgeleitete betrachten, die aber ihrerseits das Ernährungsgeschäft der letzteren in dieser oder jener Weise unterstützen. Es widerstrebt dem natürlichen Verstande, derartige organische Formen, welche zwar aus den typischen erst nachträglich abgeleitet sind, die aber zur größeren Vollkommenheit des ganzen Organismus beitragen, kurzweg als Rückbildungen zu betrachten. Um diesem Bedenken einen adaequaten, sprachlichen Ausdruck zu geben, werde ich derartige Organe als abgeleitete oder metamorphe Formen bezeichnen: eine Blüthe, eine Weinranke, ein unterirdischer Ausläufer u. dgl. sind also für uns abgeleitete oder metamorphosirte Sprosse und ebenso sind Wurzeln, welche nicht ausschließlich oder gar nicht dem Ernährungsgeschäft dienen, vielmehr als Kletterorgane, Reservestoffbehälter u. s. w. fungiren, nicht nothwendig als reducirte, sondern allgemeiner als abgeleitete oder metamorphosirte Wurzelformen zu bezeichnen.

In dieser Aufstellung der Begriffe: rudimentäre, typische, abgeleitete und reducirte Organe finden wir nun auch sofort den Grund, warum es im Allgemeinen überhaupt ganz unmöglich ist, durch kurze präcise Begriffsbestimmungen oder Definitionen den Charakter einer umfassenden Kategorie von Organen richtig zu kennzeichnen: im Vergleich zu den typischen Formen einer Kategorie können nämlich den rudimentären Formen derselben Kategorie verschiedene Merkmale noch fehlen; andererseits können durch Rückbildung gewisse Merkmale verloren gehen, und es leuchtet ein, wie schwer es unter solchen Verhältnissen ist, alle diese verschiedenen Fälle in einer Definition zu berücksichtigen.

Es ist daher sowohl für die Forschung wie für den Vortrag meiner Ansicht nach das Zweckmäßigste, durch sorgfältige Vergleichung recht zahlreicher Fälle zunächst herauszufinden, welche organische Formen innerhalb einer Kategorie als die typischen sich darstellen; es sind dies eben diejenigen Organe, an denen die betreffenden Formen am vollkommensten ausgebildet sind; man hat dann nur noch festzustellen, ob und inwiefern andere Formen als rudimentäre oder abgeleitete zu betrachten sind. Die Aufstellung einer typischen Form liefert gewissermaßen das Ideal, nach welchem die rudimentären hinstreben und von welchem die abgeleiteten wieder abgefallen sind [1]).

Es ist jedoch nöthig, noch auf einige andere Punkte von allgemeiner Bedeutung hinzuweisen.

Wir suchen von unserem Standpunkt aus die charakteristischen Eigenschaften der Organe nicht in ihren äußeren Formen, ja nicht einmal vorwiegend in ihrem sichtbaren anatomischen Bau, sondern, wie schon erwähnt, in ihrer Art, auf äußere Einflüsse zu reagiren oder reizbar zu sein, was, wie wir im Verfolg noch sehen werden, weniger von der äußeren Form und anatomischen Struktur, sondern vielmehr von denjenigen unsichtbaren Strukturverhältnissen abhängt, welche man gewöhnlich als die molekularen und die im Sinne der Chemie atomistischen zu bezeichnen pflegt. Damit ist aber eo ipso gesagt, dass die charakteristischen Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten der Organe von ihrer materiellen Beschaffenheit abhängen. Nach allgemein naturwissenschaftlichen Principien müssen wir annehmen, dass jeder formalen, äußerlich sichtbaren Verschiedenheit der Organe auch eine solche ihrer materiellen Substanz entspricht, gerade so wie wir die Formen der Krystalle als einen Ausdruck der materiellen Eigenschaften der krystallisirenden Substanz betrachten. Es sollte eigentlich in unserer Zeit der vorgeschrittenen naturwissenschaftlichen Erkenntniss kaum nöthig scheinen, dieses Princip noch besonders zu betonen, allein die echt scholastische Denkart, welche sich aus früheren Jahrhunderten stammend bis in die neueste Zeit herein auf botanisch-morphologischem Gebiet lebendig erhalten hat, lässt es immerhin zweckmäßig erscheinen, der Sache einige Worte zu widmen.

Noch im Jahre 1880 konnte auf diesen veralteten Anschauungen stehend einer der namhaftesten deutschen Botaniker in einer akademischen Rede folgenden Satz aussprechen: »Das Bild des ganzen Organismus, welches erst in der Zukunft materiell fertig gestellt wird, wirkt schon vor und bei der Anlage der Theile in der Gegenwart virtuell als Bewegungsursache gleichwie der Riß, nach welchem der Baumeister seine Werkstücke einsetzt«. Eine derartige Auffassung der organischen Formen und ihres Werdens, erwiderte ich schon damals[2]), ist eben nur dann möglich, wenn man, wie es bisher geschieht die organischen Formen als etwas für sich existirendes und so betrachtet, als ob die Pflanzenorgane selbst gar nicht aus realer Materie mit ihren Kräften und Reaktionen gegen äußere Angriffe bestünden, sondern gleich platonischen Ideen nur in abstracto existirten und doch im Stande wären auf die reale Materie der Pflanzen einzuwirken.

Ist nun die äußere Form, innere Struktur und die daraus resultirende Funktionsfähigkeit eines Organes der nothwendige Ausdruck seiner materiellen Substanz, so führt uns eine sehr naheliegende Betrachtung zu der Wahrnehmung, dass diese materielle Substanz eines Organes selbst wieder das Resultat der physiologischen Thätigkeit der vorausgehenden Organe derselben Pflanze ist: die ersten Organe der Keimpflanze entstehen aus Stoffen oder chemischen Verbindungen, welche die Mutterpflanze erzeugt und ihnen mitgegeben hat; die späteren, nach der Keimung auftretenden Organe, Sprosstheile, Wurzeln u. s. w. aber bilden sich aus den Substanzen, welche die Keimorgane von außen aufgenommen und dann der specifischen Natur der Pflanze entsprechend weiter verändert haben; jedes folgende Organ ist das Resultat der stoffbildenden Thätigkeit der vorausgehenden Organe. Daraus folgt weiter, dass auch die Organbildung, die Entwicklungsgeschichte und das Wachsthum der Organe ein Gegenstand der Pflanzenphysiologie ist und zwar, wie man sagen darf, nicht nur der wichtigste, sondern auch der schwierigste Gegenstand derselben. Die Pflanzenphysiologie hat es also nicht bloß mit den Funktionen der schon vorhandenen Organe zu thun, sondern auch mit der Entstehung der Organe selbst, die an und für sich eine Funktion der vorausgehenden Organe ist. Bei der Fortpflanzung, müssen wir annehmen, gehen gewisse Substanztheilchen in die Fortpflanzungszellen über, welche vorher in ihrer Beschaffenheit durch die Organe der Mutterpflanze erzeugt und bestimmt worden sind und nun die Fähigkeit haben, indem sie sich neues Stoffmaterial von außen her aneignen, demselben die gleiche Reihenfolge substanzieller Verschiedenheiten aufzuprägen, die sich bereits in der Mutterpflanze ausgesprochen hatten[3]). Diese Wiederholung des auf chemischen Prozessen beruhenden Gestaltungsprozesses ist im Allgemeinen bei jeder organischen Form eine sehr genaue, so dass die Nachkommen den Vorfahren in allen Punkten gleichen. Dieser Vorgang ist es, den man als die Erblichkeit bezeichnet. Man sieht sofort,

dass die Erblichkeit eben eine Erfahrungsthatsache und weiter nichts ist, deren Ursache wir nicht kennen. Es kann daher nur zu völliger Verwirrung in der Wissenschaft führen, wenn, wie es in unserer Zeit häufig geschieht, in ganz gedankenloser Weise die Erblichkeit wie eine Naturkraft behandelt wird, aus der man allerlei glaubt erklären zu können.

Allein diese stetige Wiederholung der Eigenschaften der Vorfahren in den Nachkommen ist nicht ausnahmslos: zuweilen, wie ganz besonders die Kulturpflanzen tausendfältig zeigen, treten in den Nachkommen mehr oder minder große Abweichungen von den Eigenschaften der Eltern ein, die sich unter Umständen bei weiterer Fortpflanzung in den folgenden Generationen mehr und mehr steigern können. Man bezeichnet diese Thatsache mit dem Ausdruck Varietätenbildung. Ihre Ursache ist im Allgemeinen unbekannt, jedenfalls aber sind wir berechtigt anzunehmen, dass die äußerlich wahrnehmbaren Veränderungen bei der Variation durch materielle Veränderungen in den Eltern während der Zeugung oder unmittelbar nach derselben, am ehesten vielleicht in einer Veränderung der eigentlichen Zeugungsstoffe bestehen. Es ist hier nicht der Ort specieller auf diese Dinge einzugehen; vielmehr sollte nur hervorgehoben werden, dass sich aus der Betrachtung der Variation bei der Fortpflanzung, aus der Thatsache der Anhäufung neuer Eigenschaften in den Varietäten die Descendenztheorie entwickelt hat. Diese Thatsachen in Verbindung mit der Wahrnehmung, dass von den einfachsten Pflanzenformen bis zu den höchst organisirten hinauf continuirliche Übergangs- oder Mittelformen vorhanden sind, hat zu der ebenso kühnen als fruchtbaren Hypothese geführt, dass die höchst entwickelten Organismen durch die fortgesetzte Varietätenbildung aus den allereinfachsten nach und nach hervorgegangen sind. Dies ist im Wesentlichen der Sinn der Descendenztheorie, die seit 20 Jahren einen so großen Umschwung in den Anschauungen der Naturforscher hervorgerufen hat. Auch wir können dieselbe bei unseren organographischen Betrachtungen nicht entbehren, einfach aus dem Grunde, weil das Verständniss irgend einer organischen Form überhaupt nur dann möglich ist, wenn man dieselbe als das Resultat des immer fortschreitenden Bildungstriebes der Pflanzensubstanz d. h. der Variation vorausgehender anderer organischer Formen auffasst oder mit anderen Worten, jede organische Form ist das Resultat einer Geschichte, welche so alt ist wie die organische Welt überhaupt. Dies macht sich weit weniger bei der Betrachtung der specifischen Funktionen gegebener Organe als bei der Vergleichung ihrer äußeren Formen geltend und das natürliche System ist der Versuch, diese geschichtlich gewordene Verwandtschaft aller Pflanzen unter einander klar zu legen. Wie alle neuen und umfassenden Hypothesen hat auch die Descendenztheorie in schwachen Köpfen Verwirrung und Verwüstung angerichtet, vielleicht ebensoviel geschadet als genutzt. Wir werden uns hüten, auf die Auswüchse der Descendenztheorie irgend welchen Werth zu legen, ohne

das Gute und Fördernde, was in ihrem wissenschaftlichen Kerne liegt, zu verwerfen. Schon die obigen Auseinandersetzungen über typische, rudimentäre, reducirte und metamorphe Formen haben nur auf dem Boden der Descendenztheorie einen realen, klaren Sinn, und ebenso werde ich bei unseren weiteren Betrachtungen da, wo es die Sache selbst erfordert, die Theorie zu Grunde legen.

Noch über einen Punkt möchte ich mich vorläufig aussprechen: es betrifft den Gebrauch des Wortes Zweckmäßigkeit, eines Wortes, welches manche Fanatiker der Descendenztheorie wo möglich ganz aus der Sprache verbannen möchten. Allein dass man früher die Zweckmäßigkeit in den Einrichtungen der Organismen auf andere Ursachen zurückführte als jetzt, ist kein Grund, unsere Sprache eines prägnanten Ausdruckes zu berauben. Im Grunde versteht man unter dem Ausdruck, es sei diese oder jene Einrichtung an einem Organismus zweckmäßig, weiter nichts, als dass dieselbe mit zur Existenzfähigkeit desselben beiträgt. Nun leuchtet aber ohne Weiteres ein, dass nothwendig alle Eigenschaften eines jeden Organismus so geartet sein müssen, dass sie die Existenz desselben wenigstens unter den ihm natürlichen Lebensbedingungen nicht in Frage stellen. Zweckmäßig heisst also im Allgemeinen soviel als existenzfähig, und es wäre Thorheit, auch nur ein Wort darüber zu verlieren, ob man das Wort in diesem Sinne anwenden dürfe oder nicht. Zugleich ist damit aber auch gesagt, dass durchaus kein wissenschaftliches Verdienst darin liegt, von irgend einer organischen Einrichtung zu behaupten, sie sei überhaupt zweckmäßig oder trage zur Existenzfähigkeit das Ihrige bei; denn das versteht sich von selbst. Dagegen ist es unter Umständen sehr wichtig und verdienstlich, nachzuweisen, inwiefern und unter welchen Modalitäten irgend eine Einrichtung am Organismus zweckmäßig ist: in welcher Weise dieselbe in Verbindung mit anderen Einrichtungen zur Existenzfähigkeit eines bestimmten Organismus beiträgt; und im Grunde hat es die gesammte Physiologie wesentlich mit solchen Nachweisen zu thun.

Anmerkungen zur I. Vorlesung.

1) Die hergebrachte Eintheilung aller Pflanzenorgane in Wurzel, Stamm und Blatt, entspricht nicht mehr dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft. — Im besten Falle könnte sie ausschließlich von den Vegetationsorganen gelten, doch wird, wie ich glaube, aus dem im Text bereits Gesagten, so wie aus den folgenden Vorlesungen deutlich hervorgehen, dass es keinen rechten Sinn hat, Stamm und Blätter von einander getrennt als zwei den Wurzeln coordinirte Kategorien zu betrachten, dass vielmehr beide zusammen als Spross der Wurzel zu coordiniren sind. Da im Text das Nöthige gesagt wird, ist es überflüssig, hier eine weitere Begründung zu versuchen.

Dagegen vorläufig noch einige Worte über die Fortpflanzungsorgane, auf welche ich übrigens im letzten Theil dieses Buches zurückkommen werde. Dass man die Fort-

pflanzungsorgane zunächst der Phanerogamen als Blätter oder als Anhängsel von solchen im Sinne der Metamorphosenlehre auffasste, war nur so lange gerechtfertigt, als man die Staubgefäße und Carpelle der Phanerogamen für die wahren Geschlechtsorgane hielt. Eine Subsumption der Archegonien und Antheridien unter einen der allgemeinen sogenannten morphologischen Begriffe fand überhaupt nicht statt, ohne dass man es jedoch wagte, aus ihnen im Widerspruch zu der veralteten Metamorphosenlehre eine besondere Kategorie von Organen zu bilden.

Bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse jedoch haben wir unzweifelhaft als die typischen Fortpflanzungsorgane des gesammten Pflanzenreiches einerseits die Sporangien, andrerseits die Archegonien und Antheridien der Moose und Gefäßkryptogamen aufzufassen. Es wäre lächerlich, dieselben dem morphologischen Begriff Blatt oder Stamm subsumiren zu wolien; vielmehr haben wir es hier mit zwei physiologisch und morphologisch wohl charakterisirten Kategorien von Organen, Sporangien und Sexualorganen zu thun. Bei der Vergleichung der Algen und Pilze mit den Muscineen und Gefäßkryptogamen zeigt sich sofort, dass nicht nur die eigentlichen Sporen beider Gruppen einander entsprechen, sondern auch, dass die sogenannten Oogonien der Thallophyten rudimentäre, einfachere Archegonien sind und das Gleiche gilt bezüglich der Antheridien. — Verfolgt man dagegen die Sporangien und Sexualorgane der Gefäßkryptogamen in die Klassen der Gymnospermen und Angiospermen hinauf, so findet man fortschreitende Rückbildungen derselben und eine merkwürdige Combination der Sexualorgane mit den Sporen. Dass die Pollenkörner den männlichen Mikrosporen, die Pollensäcke den weiblichen Makrosporen der höheren Kryptogamen entsprechen, ist jetzt allgemein acceptirt, nachdem von Hofmeister und mir diese Beziehung längst dargelegt worden ist. Zahlreiche neuere, entwicklungsgeschichtliche Arbeiten, besonders die von Göbel lassen keinen Zweifel darüber, dass sowohl die Antheren wie die Samenknospen echte aber reducirte Sporangien sind u. s. w.

Da ich später auf diese Dinge zurückkomme, so soll das Gesagte nur dazu dienen, im Anschluss an die Eintheilung der Vegetationsorgane in Wurzel und Spross hervorzuheben, dass ihnen zwei besondere Kategorien von Organen, nämlich die Sporangien und Sexualorgane in ihrer typischen Form als Archegonien und Antheridien gegenüber stehen. Wir haben also fünf Kategorien von Organen zu unterscheiden: 1) Die Vegetationsorgane: Wurzel und Spross. 2) Die Fortpflanzungsorgane: a) ungeschlechtliche Sporangien mit Sporen, b) die geschlechtlichen Archegonien und Antheridien. Alle übrigen Organformen sind rudimentäre oder zurückgebildete Organe dieser Kategorien.

Dass ich den Begriff *Thallus* aus der Nomenklatur ganz ausmerze, hat gute Gründe. Zunächst bedeutet das griechische Wort *θαλλος* eben weiter nichts als Spross und fürs zweite ist rein sachlich genommen der Thallus der Algen und Pilze nach der herkömmlichen Auffassung eben nur durch das Fehlen der Blätter gekennzeichnet, obgleich die Morphologen durchaus nicht zu sagen wissen, was eigentlich ein Blatt ist.

2) Vergl. meine Abhandlung: »Stoff und Form der Pflanzenorgane« in »Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg« 1880. Bd. II p. 453.

3) Dass es sich dabei nicht etwa um die Keimchen in Darwins Pangenesis, sondern um Stoffe im Sinne der Chemie und Physik handelt, habe ich in meinen beiden Abhandlungen über »Stoff und Form« in den Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. II auseinandergesetzt.

II. Vorlesung.

Die typischen Wurzeln der Gefässpflanzen.

Es wurde schon in der ersten Vorlesung, als es sich darum handelte, Wurzeln und Sprosse von einander zu unterscheiden, gesagt, dass der ursprüngliche und wesentliche Charakter der Wurzeln darin besteht, dass sie zunächst als Haftorgane auf oder in einem Substrat sich entwickeln und, wenn letzteres der Fall ist, zugleich die Aufnahme der im Substrat enthaltenen Nahrungsstoffe vermitteln. Da ihrer physiologischen Aufgabe jedoch die Assimilation d. h. die Erzeugung organischer Pflanzensubstanz, ferne liegt, so fehlt ihnen auch das Organ der Assimilation, das Chlorophyll; obgleich damit nicht ausgeschlossen ist, dass in besonderen seltenen Fällen, wenn die Wurzeln in Luft oder Wasser also am Licht sich entwickeln, auch Chlorophyll in ihnen entstehen kann. Indessen komme ich auf die physiologischen, funktionellen Eigenschaften der Wurzeln nachher noch zurück. Zunächst wird es zweckmäßig sein, die Organisationsverhältnisse zu betrachten und nach dem vorhin gegebenen Schema der vergleichenden Organographie wollen wir uns zuerst mit den typischen, sodann mit den rudimentären und reducirten Wurzelformen befassen.

Die typischen und zugleich sehr hoch organisirten Wurzeln finden wir bei der großen Mehrzahl der Gefäßpflanzen, bei den Phanerogamen und höheren Kryptogamen; die Botaniker haben sich seit ungefähr 40 Jahren sogar daran gewöhnt, diese Organe ausschließlich als Wurzeln zu bezeichnen, was vom rein formalen Standpunkt nur halb gerechtfertigt, vom physiologisch-organographischen Standpunkt aus aber gänzlich zu verwerfen ist.

Bei Gefäßpflanzen mit aufrechtem Hauptstamm, wie z. B. bei Helianthus, Taback, Hanf u. a. finden wir ein völlig in der Erde entwickeltes, aus langen, cylindrischen, verschieden dicken Fäden zusammengesetztes Wurzelsystem vor, welches in der gewöhnlichen Sprache auch einfach Wurzel genannt wird; für die wissenschaftliche Sprache ist es jedoch zweckmäßiger, jeden einzelnen dieser Fäden eine Wurzel zu nennen. In vielen Fällen entwickelt sich die erste, am Embryo der Pflanze bereits vorhandene, senkrecht in die

Erde eindringende Wurzel *w* Fig. 4 kräftig fort; aus ihr entspringen nach zwei, drei oder mehr Richtungen hin seitwärts ausstrahlend zahlreiche neue Wurzeln *n*, welche horizontal oder schief abwärts wachsen und ihrerseits abermals neue Wurzelfäden erzeugen und zwar so, dass die neuen Wurzelanlagen immer hinter dem fortwachsenden Ende der jeweiligen Mutterwurzel entstehen. In dem hier ins Auge gefassten Fall, der besonders bei Bäumen und einjährig aufrechten Pflanzen sich realisirt, entsteht also das ganze Wurzelsystem einer Pflanze aus der Keimwurzel; sie ist die älteste, wächst am kräftigsten und dringt am tiefsten in den Boden ein. Viel häufiger ist jedoch der Fall, dass die erste Keimwurzel mit ihren Verzweigungen bald zu wachsen aufhört, es bilden sich dann aus den unteren Theilen der Sprossaxe neue, kräftigere Wurzeln, welche ebenfalls, obgleich oberirdisch entsprungen, in die Erde eindringen und sich dort verzweigen. Immer höher hinauf am Stamm können in einem solchen Fall immer kräftigere Wurzeln hervortreten, so dass das im Boden verbreitete Wurzelsystem nicht wie vorhin aus einer Hauptwurzel, sondern aus dem Hauptstamm der Pflanze entspringt. Sehr schöne Beispiele dafür bieten die Palmen und der türkische Weizen. Bei kriechenden Pflanzen, z. B. dem Kürbis, noch auffallender wenn der Stamm unter-

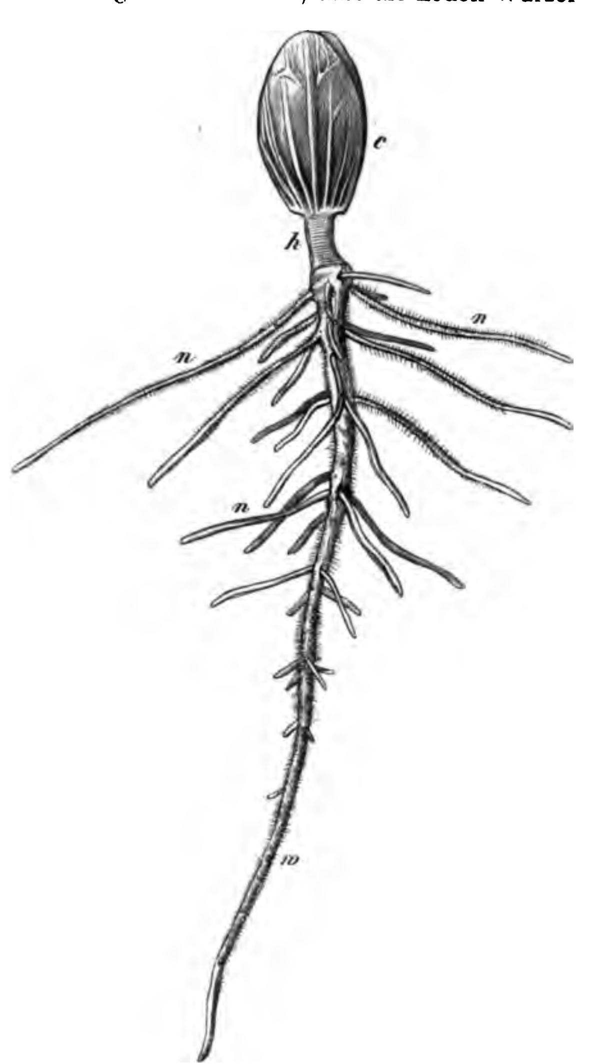


Fig. 4. Keimpflanze des Kürbis (Cucurbita Pepo); *w* Hauptwurzel; *n* Nebenwurzeln; *h* das hypocotyle Glied der Sprossaxe; *c* die Cotyledonen (nat. Gr.).

irdisch fortkriecht, entspringen ganz gewöhnlich aus der Unterseite der Sprossaxe in ihrer ganzen Länge, oft schon ganz nahe hinter der Knospe, Wurzeln, die sich ihrerseits auch verzweigen können; bei unterirdisch kriechenden Stämmen kann dann das ursprünglich an der Keimpflanze gebildete Wurzelsystem sammt dem hinteren Theil des Stammes selbst absterben und verwesen, während hinter der fortwachsenden Knospe immer neue Wurzeln gebildet werden. Aber auch wenn das ursprüngliche Wurzelsystem erhalten bleibt, der Stamm aber klettert, kommt es häufig vor, dass unter der Knospe desselben immer neue Wurzeln erzeugt werden, die dann als Kletterorgane an feste Körper sich anlegen, wie bei dem Epheu und vielen tropischen Aroideen. Derartige Wurzeln werden gewöhnlich Luftwurzeln genannt; sie können auch aus bedeutender Höhe herabwachsend in Form dicker cylindrischer Fäden, mehrere Meter lang, schließlich in den Boden eindringen, um sich dort zu verzweigen (tropische Aroideen). Aber selbst bei aufrecht wachsenden Stämmen kommt es häufig genug vor, dass Wurzeln unmittelbar unter dem Vegetationspunkt entstehen und dass aus ihnen sogar das gesammte Wurzelsystem der Pflanze besteht, was bei vielen Farrenkräutern, zumal den Marattiaceen und manchen Baumfarnen vorkommt; aber auch bei manchen Cactusarten besteht die Neigung dicht unter dem Vegetationspunkt der Sprosse Wurzeln zu treiben; endlich können Wurzeln auch aus Blättern entspringen, was zuweilen zufällig geschieht, ganz normal jedoch bei unserem gemeinen großen Farrenkraut, dem Aspidium filix mas vorkommt, bei welchem die Sprossaxe so dicht mit Blättern besetzt ist, dass sie überhaupt gar keine eigene Oberfläche besitzt; alle die

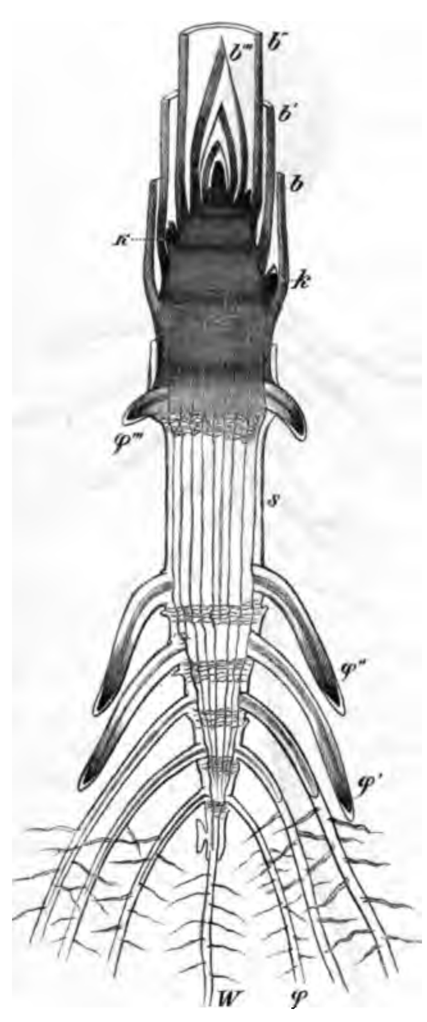


Fig. 5. Schema des Längsschnittes durch eine jüngere Pflanze des türkischen Weizens (Zea Mais). — *w* die Hauptwurzel; φ, φ', φ''' die aus der Sprossaxe *s* entspringenden Wurzeln; *b* Blätter, *k* Knospen. — Die Vegetationspunkte sind schwarz, die in Streckung begriffenen Theile grau dargestellt; die weiss gelassenen Theile sind ausgewachsen.

zahlreichen Wurzeln dieser Pflanze entspringen aus den Basalstücken der Blätter.

Da die in der Erde entwickelten Wurzeln vor Allem Wasser und darin gelöste Nährstoffe aufsaugen, so ist ihre Zahl und Verzweigung, also die gesammte Ausbildung des Wurzelsystems um so reichlicher, je kräftiger die grüne transpirirende und assimilirende Blattfläche der oberirdischen Sprosse entwickelt ist. In dem Maße, wie die assimilirende Belaubung mit der Zeit an Fläche gewinnt, wird das unterirdische Wurzelsystem größer, immer neue Theile des Bodens werden davon durchwachsen. Die Zahl der Wurzelfäden, der Raum, den sie innerhalb der Erde nach allen Seiten hin durchwachsen, ist viel größer als man gewöhnlich glaubt. Es ist sicherlich nicht zu hoch gegriffen, wenn wir diesen Raum bei einer kräftig entwickelten Sonnenrose, bei dem Hanf und Kürbis auf mehr als einen Cubikmeter annehmen und bei größeren Bäumen selbst auf Hunderte von Cubikmetern veranschlagen. Dieser Raum ist sodann nach allen Richtungen hin von Tausenden feiner Wurzeln so durchwachsen, dass kaum 1 Cubikcentimeter desselben verschont bleibt. So gelingt es den reich belaubten Pflanzen die sehr großen Wassermengen, welche aus den Blättern transpiriren, dem Boden mit den darin enthaltenen Nährstoffen zu entziehen. S. Clark hat sich die Mühe nicht verdrießen lassen, die Länge aller Wurzeln einer großen Kürbispflanze zu messen und fand, dass dieselbe 25 Kilometer betrug. Die hervorgehobene Beziehung zwischen Wurzelbildung und Laubfläche macht sich andererseits wieder darin geltend,

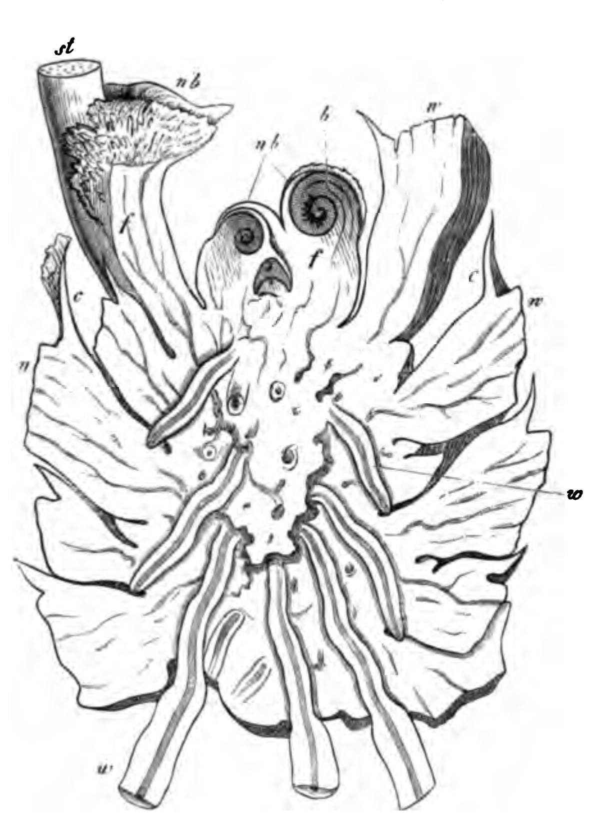


Fig. 6. A Senkrechter Längsschnitt des Stammes einer jungen *Angiopteris erecta*: oben die jüngsten Blätter (*b*) noch ganz in die Nebenblätter *nb* eingewickelt; *st* Stiel eines entfalteten Blattes mit seiner Stipula *nb*; *n* überall die Blattnarben auf den Fussstücken *ff*, von denen die Blattstiele sich abgegliedert haben; *cc* die Commissuren der Stipulae im Längsschnitt; *ww* die Wurzeln (nat. Gr.).

dass bei schwimmenden Wasserpflanzen (Hydrocharis, Stratiotes, Lemna) die Zahl und Länge der Wurzeln gewöhnlich unbedeutend ist; weil sie die Nährflüssigkeit reichlich vorfinden, während die Blätter auf dem Wasser schwimmend oder von der feuchten Luft umgeben nur wenig Wasser verbrauchen; auch die Humusbewohner und Wurzelschmarotzer, denen die grünen Laubblätter fehlen, wie Neottia, Lathraea, Orobanche, haben im Verhältniss zu ihrem Körpergewicht nur unbedeutende Wurzelsysteme, weil mit den grünen Blättern auch die wichtigste Transpirationsfläche fehlt. Im Allgemeinen sind die Wurzelfäden um so dünner, je zahlreicher sie im Wurzelsystem sind, da es bei der Wurzelbildung vorwiegend auf eine große Oberfläche bei möglichst geringer Masse des Organes ankommt. Daher sind auch die wenig zahlreichen und kurzen Wurzeln der chlorophyllfreien, sowie der Wasserpflanzen auffallend feist und dick, während die jungen aufsaugenden Wurzeln mächtiger Bäume und großer Stauden sehr häufig kaum die Dicke eines Pferdehaares erreichen. Sehen wir uns nun einen einzelnen Wurzelfaden näher an, so haben wir am freien Ende desselben den Vegetationspunkt, aus welchem sich das gesammte Zellgewebe des Fadens entwickelt. Dieser Vegetationspunkt ist aber mit einer Kappe von festerem Dauergewebe umhüllt. Der vordere Theil der Wurzel ist ja dazu bestimmt, in der Erde vorwärts gestossen zu werden, ähnlich wie die Spitze eines Nagels, den man in ein Brett treibt. Es leuchtet ein, dass die feste Wurzelkappe mit ihrer glatten, schlüpfrigen Oberfläche bei ihrer konischen Form das Vordringen erleichtert und zugleich das zarte Gewebe des Vegetationspunktes schützt. Bei Luftwurzeln und Wasserwurzeln, die wir als abgeleitete, selbst reducirte Formen gelten lassen können, ist die Wurzelhaube weniger kräftig, nur im Allgemeinen ein Schutzorgan gegen das Austrocknen des Vegetationspunktes oder gegen die unmittelbare Berührung desselben mit Wasser.

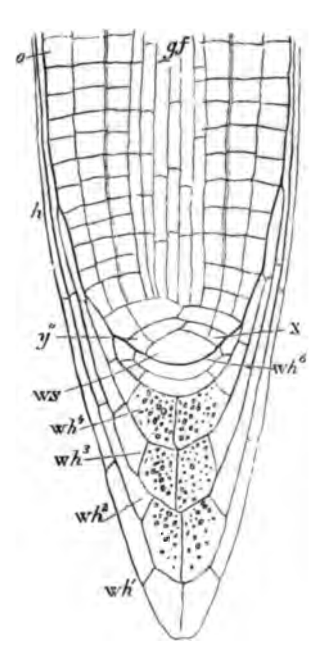


Fig. 7. Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Marsilia salvatrix. — *ws* die Scheitelzelle; *xy* die zuletzt entstandenen Segmente derselben; *o* die Epidermis, *gf* das axile Gefässbündel des Wurzelkörpers; — *wh* die Kappen der Wurzelhaube, bei *h* am Wurzelkörper hinaufreichend (stark vergr.).

Betreffs der anatomischen Verhältnisse kann ich mich hier kurz fassen: jeder Wurzelfaden besteht aus einem centralen oder axilen Gefäßbündel oder Fibrovasalstrang und einer denselben umhüllenden aus außergewöhnlich dünnwandigen Parenchymzellen bestehenden saftigen Rinde. Der axile Strang, dessen histologische Beschaffenheit von den Gefäßbündeln der Sprosse beträchtlich abweicht, ist an seinem hinteren Ende mit den Gefäß-

bündeln des Mutterorgans verbunden, läuft durch die ganze Länge der Wurzel hin und endigt im Vegetationspunkt, aus welchem er ebenso wie die Rinde die Elemente seines weiteren Längenwachsthums gewinnt. Durch diesen Strang und zwar durch die nichtverholzten Elemente desselben werden vom Mutterorgan aus die Bildungsstoffe, vorwiegend solche von eiweisartiger Natur, dem Vegetationspunkt zugeführt. Da die Wurzeln Wasser und darin gelöste Nährstoffe aufzusaugen haben, innerhalb der Erde auch gegen Verdunstung nicht geschützt zu sein brauchen, so fehlt ihnen die resistente Epidermis der Sprosstheile, die Außenwand der Zellen ist nicht oder sehr schwach cuticularisirt und selbstverständlich fehlen die Spaltöffnungen, da es sich bei den Wurzeln nicht um einen beschleunigten Gasaustausch mit der Umgebung handelt.

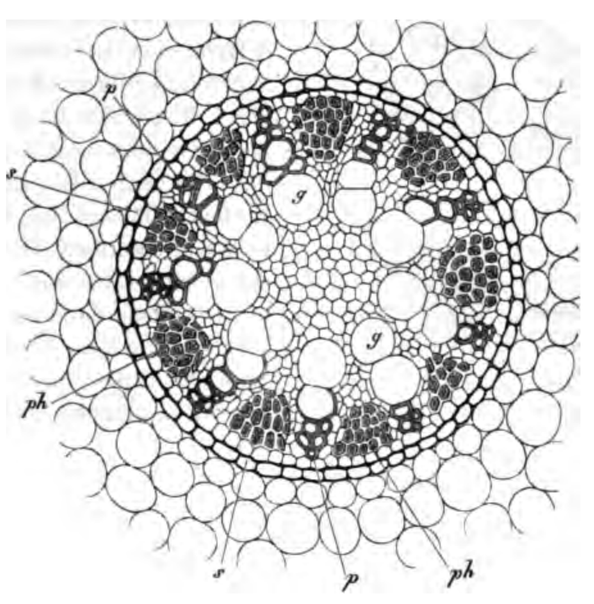


Fig. 8. Wurzel von Acorus Calamus; Querschnitt des Axencylinders mit dem umgebenden Rindengewebe; *s* die Endodermis; *p* das Pericambium; *ph* die Siebtheile; *g* die Gefäßgruppen; — (stark vergr.)

Wenn ein neuer Wurzelfaden entstehen soll, so bildet sich im Inneren des Gewebes des Mutterorganes, also innerhalb einer Wurzel oder einer Sprossaxe oder selbst eines Blattes, zuerst ein neuer Vegetationspunkt, wie gewöhnlich aus kleinzelligem, embryonalem Gewebe bestehend, der sich auf der Außenseite sofort mit der Wurzelkappe umkleidet. Gewöhnlich entstehen diese neuen Vegetationspunkte auf der Außenseite der Gefäßbündel des Mutterorganes und wenn die jungen Wurzeln zu wachsen beginnen, so müssen sie zunächst das Rindengewebe desselben durchbrechen, was man an frischen Wurzeln leicht beobachten kann; die Seitenwurzeln derselben entspringen aus Rissen, deren Ränder oft lippenartig aufgeworfen sind. Im Allgemeinen erzeugt eine Wurzel und ebenso eine Sprossaxe nach und nach eine größere Zahl von Wurzelfäden, die ihrerseits gewöhnlich dasselbe thun. Dabei gilt die Regel, die überhaupt bei der Organbildung im Pflanzenreich vorherrscht, dass die Wurzeln in akropetaler Reihenfolge auftreten, d. h. die jüngsten Wurzeln sind immer die dem Vegetationspunkt der Mutterwurzel oder des wurzelbildenden Sprosses nächsten, je weiter zurück vom Vegetationspunkt des Mutter-

organes, desto älter und länger sind sie. Da die jungen Wurzeln auf der Außenseite der Gefäßbündel oder doch überhaupt in bestimmter Beziehung zu den Gefäßbündeln des Mutterorganes entstehen und diese mehr oder minder parallel nebeneinander hinlaufen, so ergiebt sich von selbst, dass die Wurzeln, welche aus einem Organ entspringen, in Längsreihen angeordnet sind. Viel deutlicher als bei den wurzelbildenden Stämmen tritt dieses Verhalten bei der Verzweiguug der Wurzel selbst hervor; hier findet man die Seitenwurzeln in 2, 3, 4, 5 und mehr Längsreihen oder Orthostichen angeordnet. Im Allgemeinen ist übrigens die Anordnung der Wurzeln an ihrem Mutterorgan keine so streng geregelte, wie z. B. die Anordnung der Blätter an ihrer Sprossaxe. Auch ist hervorzuheben, dass die jungen Wurzeln immer erst in einiger Entfernung vom fortwachsenden Vegetationspunkt der Mutterwurzel oder des Muttersprosses zum Vorschein kommen, wenn sie auch immerhin aus dem embryonalen Gewebe desselben schon vorher angelegt worden sind; eine mit zahlreichen Seitenwurzeln besetzte Wurzel hat daher gewöhnlich ein einige oder mehrere Centimeter langes nacktes Ende.

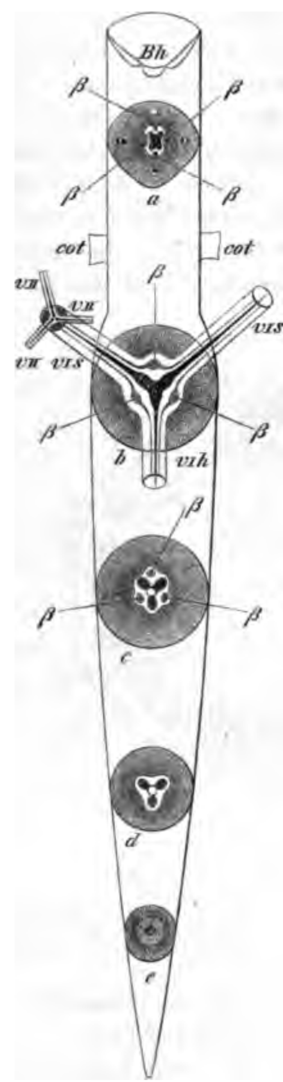


Fig. 9. Schema der Hauptwurzel und des unteren Theiles der Sprossaxe einer Keimpflanze von Pisum sativum (Erbse); bei *cot* die Cotyledonen; *a*, *b*, *c*, *d*, *e* sind Querschnitte in den betreffenden Höhen. — *β* überall die Siebtheile der Gefäßbündel. — *vih* eine Nebenwurzel der Hinterseite, *vis* die der Flanken der Keimpflanze; *Bh* das erste hintere Blatt; *vII* Nebenwurzeln der II. Ordnung.

Wenn ich nun schließlich zu einer kurzen Charakteristik der eigentlich physiologischen Eigenschaften der Wurzel übergehe, so halte ich mich dabei wieder an die typischen Formen, wie wir sie besonders bei den grünblättrigen Landpflanzen als unterirdische Wurzeln vorfinden. Die Hauptaufgabe derselben ist ja, wie schon hervorgehoben, neben der Befestigung der Pflanze im Boden die Aufnahme flüssiger Nahrung aus demselben, was bei der Beurtheilung aller physiologischen Eigenschaften der Wurzeln im Auge behalten werden muss. Vor Allem kommt es natürlich darauf an, dass die Wurzeln auch wirklich in das Substrat eindringen; zu diesem Zweck sind besonders die Hauptwurzeln der Keimpflanzen, so wie die aus Stämmen entspringenden, aber zur weiteren Entwicklung im Boden bestimmten Wurzeln mit Geotropismus begabt, d. h. ihre im Wachsthum begriffene, einige

Millimeter lange, hinter dem Vegetationspunkt liegende Region reagirt gegen den Einfluss der Gravitation der Erde so, dass sich der Vegetationspunkt genau vertikal abwärts richtet, was, wenn die Wurzel vorher eine andere Richtung hatte, durch eine entsprechende Krümmung hinter dem Vegetationspunkt erzielt wird. Ist eine solche Wurzel anfangs dem Licht ausgesetzt, so kann sie auch noch heliotropisch sein, d. h. sie krümmt sich an derselben Stelle so, dass der Vegetationspunkt von der Lichtquelle hinweg gerichtet wird und im Allgemeinen wirken dann beiderlei Reaktionen in gleichem Sinne dahin, dass die Wurzelspitze in den Boden eindringt. Dasselbe Resultat wird noch ferner dadurch gesichert, dass das wachsende Wurzelende für geringen Druck und für feuchte Oberflächen empfindlich ist: das wachsende Ende wird auf der gedrückten und auf der feuchteren Seite concav, und es leuchtet ein, dass unter gewöhnlichen biologischen Verhältnissen auch diese beiden Reizbarkeiten in gleichem Sinne wie der Geotropismus und Heliotropismus der Wurzeln wirken und dazu beitragen werden, der Wurzelspitze diejenige Richtung zu geben, durch welche sie in das Substrat eindringt.

Handelt es sich um die Entstehung von Wurzeln aus Sprossaxen, so ist häufig wahrzunehmen, dass schon der Entstehungsort der Vegetationspunkte durch äußere Einflüsse allein oder doch mitbestimmt wird: entweder ist es die nach dem Erdcentrum liegende Seite, welche in Folge einer Einwirkung der Schwerkraft allein Wurzeln producirt, oder es ist bei kletternden Stämmen die beschattete, vom Licht abgewendete Seite, die im Allgemeinen zugleich auch die feuchtere ist, aus welcher allein neue Wurzeln entspringen.

Ist nun eine Wurzel auf diese Weise in die Erde eingedrungen und in derselben senkrecht fortgewachsen, so entstehen von oben nach unten fortschreitend Seitenwurzeln in der erwähnten Anordnung; auch sie sind geotropisch, für Berührung und Feuchtigkeit empfindlich, aber in anderem Grade als die Hauptwurzel; vor allem ist ihr Geotropismus ein anderer: die Seitenwurzeln werden durch den Einfluss der Gravitation veranlasst, nicht vertikal abwärts, sondern schief oder selbst horizontal zu wachsen. So schwer begreiflich diese verschiedene Empfindlichkeit der verschiedenen Wurzeln eines Systems auch sein mag, jedenfalls leuchtet soviel ohne Weiteres ein, dass dadurch das gesammte Wurzelsystem genöthigt wird, die Erde nach allen Richtungen hin zu durchwachsen. Erst später, wenn wir uns ausführlich mit der Reizbarkeit der Pflanzen beschäftigen werden, kann ich ausführlich über die hier erwähnten Eigenschaften der Wurzeln reden; hier kam es nur darauf an, die Existenz dieser Eigenschaften zu constatiren und ihre Zweckmäßigkeit für das Pflanzenleben hervorzuheben.

In dieser Beziehung sind aber noch einige Punkte von ganz besonderem Interesse; zunächst ist die Thatsache zu betonen, dass bei den in Erde wachsenden Wurzeln das in Streckung begriffene Stück hinter dem Vege-

tationspunkt sehr kurz ist; selbst bei kräftigen Hauptwurzeln nur 8—10, bei dünnen Seitenwurzeln oft nur 2—3 mm lang. Dies fällt besonders auf, wenn man weiß, dass die in Streckung begriffene Region von oberirdischen Laubsprossen und Blüthenschäften gewöhnlich viele Centimeter lang ist. In der Kürze des wachsenden Stückes der Wurzeln ist aber eine Einrichtung gegeben, welche das Vordringen der Wurzelspitze innerhalb der Erde wesentlich erleichtert, indem die ganze Kraft des Stoßes, durch welchen der Vegetationspunkt vorwärts getrieben wird, unmittelbar hinter demselben concentrirt ist. Bei den langen Luftwurzeln tropischer Aroideen und anderen, wo diese mechanische Einrichtung unnöthig ist, fand ich dementsprechend auch eine viel beträchtlichere Länge der in Streckung begriffenen Region.

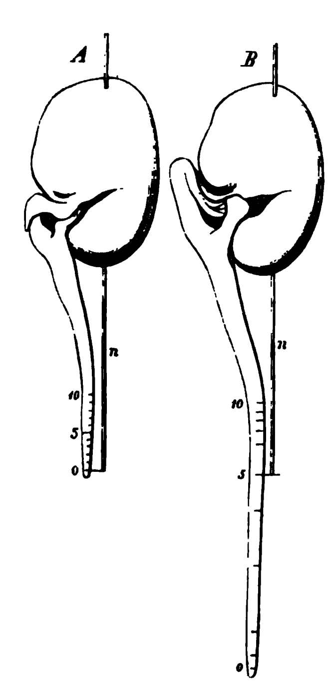


Fig. 10. Eine Keimpflanze von Vicia Faba mit einer Nadel *n* an einem nicht mitgezeichneten Kork festgesteckt, um zu zeigen, wie die Wurzelspitze *o* über die Nadelspitze hinauswächst; man beachte die Marken 5 und 10; Marke 10 ist bei *B* im Vergleich mit *A* gar nicht, Marke 5 nur wenig verschoben; das Wachsthum hat vorwiegend zwischen 0 und 5 stattgefunden.

Im Grunde sind aber die Wurzeln, wie wir sie bisher kennen gelernt haben, nur die Träger der eigentlich Nahrung aufsaugenden Organe, nämlich der Wurzelhaare. Man versteht darunter äußerst zartwandige, enge Schläuche von einigen Millimetern Länge und einigen Hunderteln Millimetern Durchmesser, welche aus der Oberfläche der Wurzeln in außerordentlich großer Anzahl hervorwachsen. Entwickeln sich Wurzeln in feuchter Luft, so erscheinen sie von einem blendend weißen Sammet überzogen, der aus den dichtgedrängten Wurzelhaaren besteht. Diese Schläuche sind einfache Ausstülpungen der äußersten Rindenzellen der Wurzel; sie entstehen an dem frisch ausgewachsenen Theil, also hinter der in Streckung begriffenen Region. Sie bedecken jedoch bei einer etwa 10—20 cm langen Wurzel keineswegs die ganze Oberfläche, sondern nur ein Stück von wenigen Centimetern Länge; die Wurzelhaare sterben nämlich nach wenigen Tagen

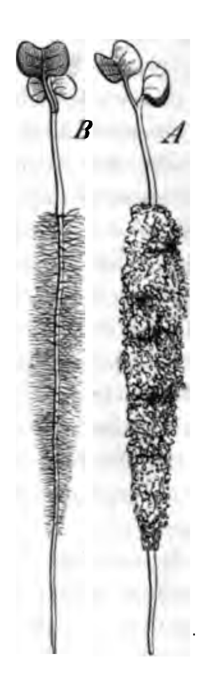


Fig. 11. Keimpflanze von Sinapis alba (weisser Senf): *A* mit den an den Wurzelhaaren haftenden Bodentheilchen; *B* nach Entfernung derselben durch Schwenken im Wasser.

wieder ab und verschwinden völlig; es ist daher immer nur ein junger, aber eben fertig gestreckter Theil der Wurzel, der mit lebenskräftigen Haaren bedeckt ist. Stellt man sich also eine sich verlängernde Wurzel vor, so sterben die hinteren Haare in dem Maße ab, wie hinter dem fortwachsenden Ende neue entstehen; der behaarte Wurzeltheil wandert also vorwärts. Geschieht dies nun innerhalb der Erde, so leuchtet ein, dass dieser mit lebenskräftigen Wurzelhaaren besetzte Theil fortschreitend mit solchen Bodentheilchen in Berührung kommt, welche vorher noch unberührt geblieben sind. Die Wurzelhaare sind es nun, durch welche die Wurzeln erst befähigt werden, das Wasser und die Nährstoffe des Bodens wirklich aufzunehmen. Indem diese feinen Schläuche zwischen die Bodenpartikeln hineinwachsen, legen sie sich stellenweise an diese letzteren so innig und fest an, dass sie gar nicht mehr ohne Verletzung zu trennen sind. Wie nöthig diese Einrichtung ist, werde ich erst in der Theorie der Ernährung ganz klar machen können, aber so viel versteht man ohne Weiteres, dass durch diese Einrichtung Bodentheilchen, welche wir uns in Form eines Cylinders von 6—10 mm Dicke die etwa 1/2 mm dicke Wurzel umgebend denken müssen, bei der Ernährung in Anspruch genommen werden. Sehr hübsch und instruktiv erkennt man dies sofort, wenn man frische, kräftig wachsende Wurzeln aus lockerer Erde vorsichtig aushebt: an der Strecke, welche mit Wurzelhaaren besetzt ist, hängen die Erdpartikeln so fest an, dass sie gar nicht abgeschüttelt werden können, wogegen das wachsende Wurzelende völlig glatt und rein ist und von dem älteren, hinter den Haaren liegenden Wurzeltheil die Erdpartikeln ebenfalls abfallen, weil dort die Haare abgestorben und verschwunden sind. Man gewinnt erst ein klares Bild von der Thätigkeit der Wurzeln in der Erde, wenn man sich die hier geschilderten Verhältnisse an einem reich verzweigten Wurzelsystem einer großen kräftigen Landpflanze vorstellt, wenn man beachtet, wie die dünnen Wurzelfäden den Boden nach allen

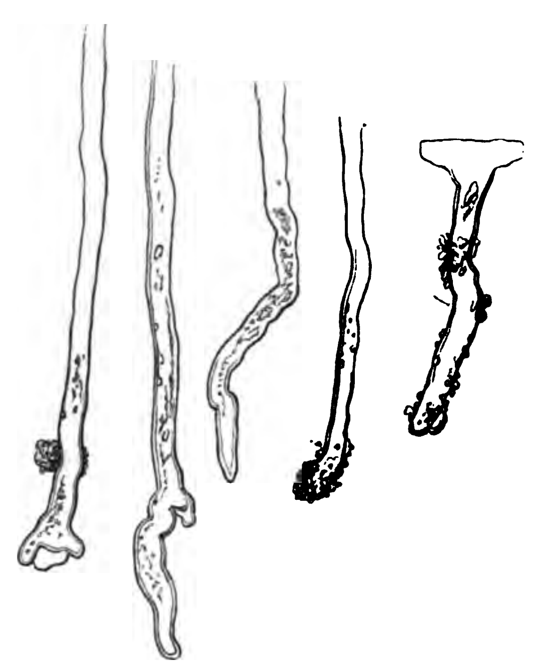


Fig. 12. Wurzelhaare einer Selaginella, z. Th. mit anhaftenden humosen Bodentheilchen; die Umrisse zeigen die Eindrücke der Bodentheilchen, an welche sich die Schläuche angeschmiegt hatten (stark vergr.).

Richtungen hin durchziehen, jeder dünne Faden aber mittels seiner Haare einen Erdcylinder von mehreren Millimetern Durchmesser aussaugt und wie der saugende Theil jedes Wurzelfadens von Tag zu Tage in immer neue

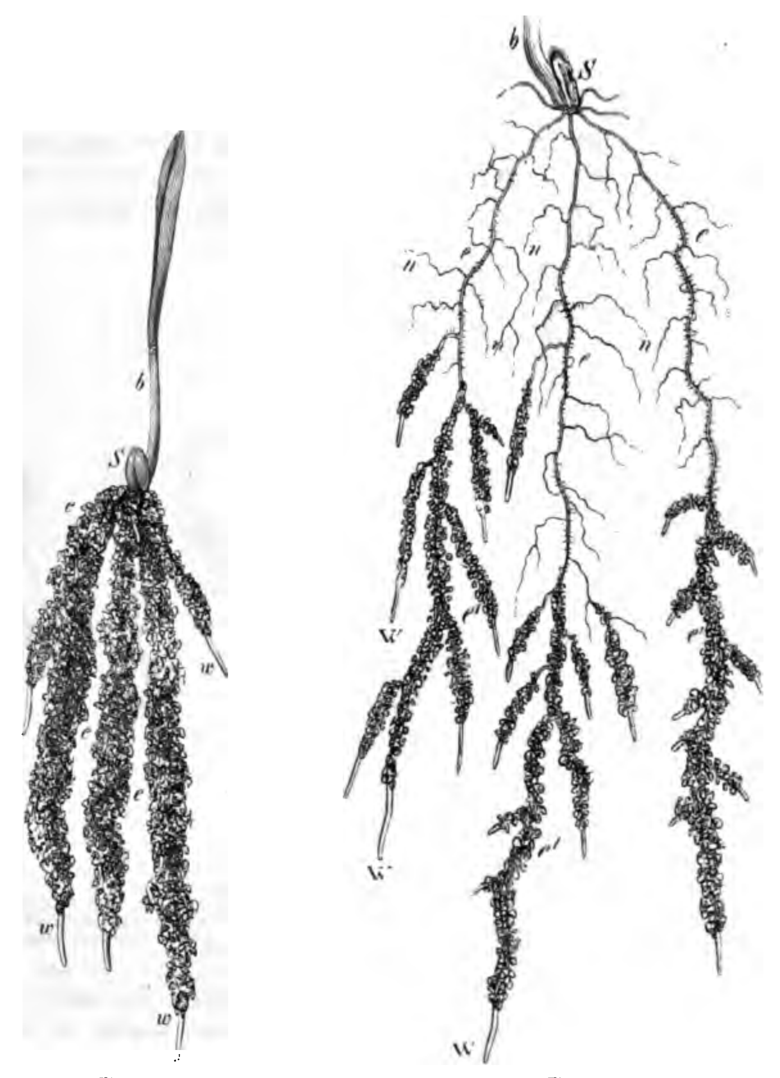


Fig. 13. Fig. 14.

Eine Weizenpflanze, Fig. 13 während der Keimung, Fig. 14 ist 4 Wochen älter. — *S* der Same (eigentlich die Frucht), *b* das erste Blatt. — *w*, *w* die noch nicht mit Wurzelhaaren bedeckten Wurzelspitzen; *e e* in Fig. 13 die Theile der Keimwurzeln, deren Haare mit den Bodentheilchen verwachsen sind; bei Fig. 14 sind diese Theile *e* bereits älter geworden, ihre Haare abgestorben; dagegen sind jetzt jüngere Theile *e' e'* mit dem Boden verwachsen.

frische Bodentheile eindringt, während an den älteren Theilen des Fadens die Haare verschwinden, weil dort für sie nichts mehr zu suchen ist. Dazu kommt noch, dass eben nur durch die innige Verwachsung der Wurzelhaare

mit den Bodenpartikeln es den transpirirenden Landpflanzen möglich wird, aus einem anscheinend fast trockenen Boden noch immer große Wassermassen aufzunehmen, um dieselben den grünen Blättern zu übergeben.

Zu den merkwürdigsten Eigenschaften der Wurzeln gehört die Verkürzung der bereits ausgewachsenen Strecken eines Wurzelfadens[1]). Sie beginnt schon unmittelbar hinter der Stelle, wo die Streckung aufgehört hat und kann dann längere Zeit in den älteren Theilen eines Wurzelfadens fortdauern. Diese Verkürzung, welche 10, selbst 25 % der ursprünglichen Länge betragen kann, wird durch die parenchymatische Rinde bewirkt, wobei der axile Fibrovasalstrang passiv zusammengezogen wird, so dass die Gefäße desselben einen geschlängelten Verlauf annehmen, während die ebenfalls passiven äußeren Rindenschichten Querfalten bilden, die zumal an der Wurzel von Zwiebelpflanzen, aber auch an anderen dicken Wurzelfäden mit unbewaffnetem Auge leicht zu sehen sind. Es leuchtet ein, dass rückwärts von der Stelle, wo ein Wurzelfaden durch seine Wurzelhaare mit dem Boden verwachsen ist, diese Verkürzung der älteren Fadenstrecken dahin wirken muss, den Befestigungspunkt des Wurzelfadens an seiner Mutterwurzel oder dem Stammtheil, wo er entspringt, mit Gewalt nach derjenigen Richtung hinzuziehen, in welcher die betreffende Wurzel wächst. Eine vertikale Hauptwurzel wird also durch ihre zahlreichen Nebenwurzeln nach verschiedenen Richtungen hin gespannt werden, ganz ähnlich wie etwa ein Schiffsmast durch die Taue nach verschiedenen Richtungen gespannt und festgestellt wird. Besonders auffallend tritt diese, durch nachträgliche Verkürzung entstehende Spannung an den senkrecht herabwachsenden Luftwurzeln mancher Feigenbäume hervor: bis zum Eindringen derselben in die Erde hängen sie schlaff herab, sobald aber das untere Ende innerhalb der Erde sich verzweigt und festsetzt, erscheint der in der Luft befindliche Theil der Luftwurzel straff gespannt, wie die Saite eines Klaviers, die Folge der nachträglichen Verkürzung. Es ist leicht begreiflich, dass durch diesen Mechanismus die horizontalen Äste der indischen Feigenbäume, aus denen derartige Luftwurzeln in die Erde hinabwachsen, einen sehr festen Halt gewinnen müssen, der noch dadurch gesteigert wird, dass die fraglichen Wurzeln später in die Dicke wachsen und verholzen. Viel allgemeiner aber ist die Wirkung, welche durch Verkürzung der Hauptwurzel bei krautigen Pflanzen erzielt wird. Lässt man die Samen z. B. von Doldenpflanzen oder von Compositen oder auch andere leicht mit Erde bedeckt keimen, so erhebt sich der Keimspross anfangs 1—2 cm über die Erde empor; nach mehreren Tagen jedoch bemerkt man, dass der unterhalb der ersten Blätter befindliche Theil des Keimsprosses ganz in die Erde eingesunken ist, so dass die ersten Blätter auf der Erdoberfläche liegen. Diese Veränderung kann nur dadurch bewirkt worden sein, dass die im Boden befindliche Hauptwurzel, deren unterer Theil durch die Wurzelhaare in der Erde festgeankert ist, sich verkürzt und den Keimstengel in die Erde hinein

gezogen hat. In manchen Fällen scheint diese Verkürzung der Hauptwurzel sogar Jahre lang stetig fortzuschreiten. Nur durch diese Annahme nämlich lässt es sich erklären, wie bei den Pflanzen mit sogenannten vielköpfigen Hauptwurzeln die Wurzelrosetten der Laubblätter dicht an der Erdoberfläche verbleiben, statt nach und nach emporgehoben zu werden. Ein sehr lehrreiches derartiges Beispiel haben wir an dem bekannten Löwenzahn (Taraxacum officinale); aus dem oberen Theil der fleischigen und kräftigen Hauptwurzel erheben sich einige Sprosse, welche jahrelang fortwachsend jährlich dicht an der Oberfläche der Erde eine Rosette von Laubblättern tragen. Diese Sprosse wachsen, wenn auch langsam aufwärts und doch bleibt die jährlich erneuerte Blattrosette immer dicht an der Oberfläche der Erde. Die Erscheinung lässt sich gewiss nicht anders erklären als durch die Annahme, dass die Hauptwurzel jedesmal ebenso tief in den Boden hineinkriecht und die Sprosse abwärts zieht, wie diese nach oben sich verlängert haben. Ähnlich wie in diesem Fall scheint es bei den Verbascumarten, bei Gentiana lutea u. a. der Fall zu sein; dementsprechend ist die Hauptwurzel derartiger älterer Pflanzen auch mit tiefen Querfalten versehen.

Das Hinabkriechen einer Wurzel in die Erde kann also einigermaßen verglichen werden mit der Art, wie ein Regenwurm sich in dieselbe einbohrt: der vordere Theil wird mit Gewalt zwischen die Partikeln der Erde hineingestossen, während der hintere durch Verkürzung nachgezogen wird.

Schließlich mag noch die Thatsache erwähnt werden, dass die Wurzeln der Gefäßpflanzen häufig genug als Regenerationsorgane auftreten, indem sie Sprosse erzeugen, welche ihrerseits an die Luft emporwachsend neue Pflanzenindividuen darstellen. Zu den bekanntesten Beispielen in dieser Beziehung gehört die gemeine Akazie (Robinia Pseud-Akazia), sowie der Götterbaum (Ailanthus glandulosa), aus deren horizontal hinstreichenden Wurzeln junge Bäume aus der Erde hervorwachsen. Bei einer perennirenden Gurkenart, Thladiantha dubia, ist sogar die jährliche Regeneration an solche wurzelbürtige Sprosse gebunden. An den sehr langen, dünnen Wurzelfäden dieser Pflanze bilden sich stellenweise durch Anschwellung rundliche Knollen, aus deren Oberseite zahlreiche Sprossknospen entspringen, welche im nächsten Jahr unabhängig von der Mutterpflanze über die Erde hervorwachsen und neue Pflanzen darstellen. Ich betrachte es nur als eine Abänderung dieses Vorgangs, wenn blattbildende Sprosse nicht seitwärts aus Wurzeln, sondern direkt aus dem Vegetationspunkt derselben entspringen, wovon bis jetzt allerdings nur wenige Beispiele bekannt sind.

Längst bekannt ist diese Thatsache bei einer nicht grünblättrigen Orchidee unserer Wälder, der Neottia nidus avis; von den zahlreichen aber kurzen, feisten Wurzeln ihres unterirdischen Stammes erzeugen einzelne aus ihrem Vegetationspunkt Blattknospen; die Wurzelhaube wird zerrissen und bei Seite geschoben und das Wurzelende somit unmittelbar in einen

Spross umgewandelt. Dieselbe Thatsache hat GÖBEL an der Wurzel einer Aroidee (Anthurium longifolium) im hiesigen botanischen Garten beschrieben[2]) und wahrscheinlich verhält es sich bei einem hier cultivirten Farnkraut (Platycerium Willingkii) ganz ebenso. In diese Kategorie können wir auch die Verwandlung von Wurzeln der Selaginellen in Laubsprosse stellen[3]). Bei diesen zu den Gefäß-Kryptogamen, in die Klasse der Lycopodiaceen gehörenden Pflanzen verzweigen sich die Laubsprosse gabelig und an den Verzweigungsstellen treten fadenartige, ebenfalls gabelig verzweigte Gebilde hervor, welche bei manchen Arten ohne Weiteres die Eigenschaften der Wurzeln besitzen, bei anderen Arten jedoch von gewöhnlichen Wurzeln etwas verschieden sind und dann Wurzelträger genannt werden, weil sie erst in den Boden eindringend die gewöhnliche Wurzelform annehmen. Bei manchen Selaginella-Arten (S. Martensii, in aequalifolia, laevigata) nun können diese Wurzelträger die Form von Laubsprossen annehmen.

Anmerkungen zur II. Vorlesung.

1) Die Verkürzung der Wurzeln nach beendigtem Längenwachsthum wurde von FITTMANN, Flora 1819 Bd. II. p. 651 entdeckt, von mir später (Arbeiten des botan. Inst. Würzburg I p. 419) wieder aufgefunden, sodann von IRMISCH (Beiträge zur vergleichenden Morphologie, 5. Abtheilung, Aroideen, Halle XIII, 2 1874, p. 11) von Neuem in biologischer Beziehung hervorgehoben. Eine ausführliche, den gegenwärtigen Anforderungen entsprechende Untersuchung der Mechanik dieser Verkürzung lieferte HUGO DE VRIES botan. Zeitung 1879 p. 650.

2) Vgl. GOEBEL, botan. Zeitung 1878 p. 645.

3) Vgl. darüber PFEFFER in HANSTEINS botanischen Abhandlungen, Bonn I. p. 67 und SACHS, Lehrbuch IV. Auflage p. 171 und 470.

III. Vorlesung.

Fortsetzung: Über Wurzeln.

Metamorphosirte und reducirte Wurzeln der Gefäßpflanzen; rudimentäre Wurzeln der Moose und Thallophyten.

In der letzten Vorlesung hatte ich nur die typischen Wurzelformen der Gefäßpflanzen mit ihren wichtigsten Eigenschaften ins Auge gefasst. Je nach der Lebensweise der betreffenden Pflanzen jedoch können auch bei den Gefäßpflanzen mehr oder minder weitgehende Abweichungen von der typischen Wurzelform auftreten. Diese Abweichungen sind aber vorwiegend in drei Kategorien einzutheilen: zunächst nämlich haben wir solche, ursprünglich ganz typische Wurzeln, welche erst in einem späteren Lebensalter ihre Form und Eigenschaften aufgeben, um besonderen Zwecken der Pflanze zu dienen; sodann sind die Luft- und Wasserwurzeln zu beachten, welche von vornherein eine mehr oder minder von der normalen abweichende Funktion übernehmen und dementsprechend auch abweichende Organisation besitzen; drittens finden wir bei den Schmarotzern unter den Gefäßpflanzen eine continuirliche Reihe von Rückbildungen, durch welche die typischen Wurzeln derselben in Folge des mehr und mehr gesteigerten Parasitismus endlich alle anatomischen Eigenschaften typischer Wurzeln verlieren, wobei jedoch die wesentlichsten physiologischen Eigenschaften erhalten bleiben. Und endlich will ich im Anschluss an diese Abänderungen die Wurzeln der Moose, Algen und Pilze heute in Betracht ziehen, vorwiegend um zu zeigen, dass die sogenannten Rhizoiden dieser Pflanzen in der That weiter nichts sind als einfacher organisirte Wurzeln, die zwar in ihrem anatomischen Bau von denen der Gefäßpflanzen verschieden sind, mit ihnen aber in physiologischer Beziehung vollkommen übereinstimmen.

Die erste obengenannte Kategorie umfasst die verholzten älteren Wurzeln der Nadelhölzer und Laubbäume, die rübenförmigen, saftigen Dauerwurzeln mancher Stauden, die echten unterirdischen Wurzelknollen und sogar manche Luftwurzeln. Sie alle haben das Gemeinsame, dass es im Grunde gewöhnlich typische Wurzeln sind, die erst nachträglich andere Eigenschaften annehmen, am deutlichsten sieht man das an den ausdauern-

den, verholzten Wurzeln: die Hauptwurzel der Keimpflanze eines Baumes mit ihren ersten Auszweigungen ist anfangs durchaus typisch auch in Bezug auf diejenigen Eigenschaften, welche sie zum Ernährungsorgan stempeln. Wenn aber der junge Baum größer wird, bedarf er auch eines festeren Haltes im Boden, die Wurzeln werden durch Holzbildung dicker und fester; indem sie sich mit einer Korkschicht umgeben, hören sie ganz auf Nahrungsstoffe und Wasser aus der Erde anfzunehmen, sie sind jetzt nur noch Klammerorgane, das Ernährungsgeschäft verbleibt den jüngeren Fäden des Wurzelsystems. Bei den rübenförmig verdickten Hauptwurzeln, die besonders durch Kultur zu mächtigen, saftigen Gewebemassen anschwellen, wird ebenfalls in dem anfangs dünnen, gewöhnlichen Wurzelfaden durch die Thätigkeit einer cambialen Gewebeschicht ein dem Holz anatomisch ähnliches, aber nicht verholztes Gewebe gebildet, wodurch besonders der oberste Theil der Hauptwurzel zuweilen in Verbindung mit dem unteren Stammtheil rübenförmig anschwillt. Ich brauche nur an die bekannten Beispiele der Runkelrüben, Rettige, Moorrüben, Cichorienwurzeln u. dgl. zu erinnern. In diesem Falle handelt es sich nicht nur darum, größere Festigkeit zu gewinnen; vor allem sind vielmehr derartige Wurzeln Reservestoffbehälter, in denen Zucker, Stärkemehl, Inulin nebst Eiweißsubstanzen angehäuft werden, welche in der nächsten Vegetationsperiode zur Erzeugung neuer Sprosse verbraucht werden; auch hier verbleibt die Funktion der Nahrungsaufnahme den Nebenwurzeln, welche als feine Fäden an der mächtigen Hauptwurzel hängen. Auch Nebenwurzeln können zu knollenförmigen Reservestoffbehältern anschwellen, wie es bei den Georginen, beim Hopfen, besonders vollkommen bei Ipomoea purga und Thladiantha dubia geschieht. Bei manchen anderen Wurzelknollen dagegen verhält sich die Sache anders: die feisten, runden oder zackigen Knollen der Ophrydeen, welche den Salep liefern, ebenso die rübenförmigen Knollen des Eisenhutes (Aconitum napellus u. a.), endlich die von Ranunculus Ficaria bilden sich an der Basis einer unterirdischen Knospe des Stammes und erscheinen sofort als dicke, fleischige, kurze Anschwellungen, deren Wurzelnatur zwar nicht zweifelhaft ist, die aber neben den fadenförmigen anderen Wurzeln dieser Pflanzen wesentlich nur die Aufgabe haben Reservestoffbehälter für die mit ihnen verbundene Sprossknospe zu sein: bei den genannten Arten verschwindet nämlich die ganze Pflanze nach der Fruchtreife mit Ausnahme jener Knollen, aus denen in der nächsten Vegetationsperiode je eine neue Pflanze entsteht.

Von den Luftwurzeln können manche als ganz gewöhnliche, typische Wurzeln betrachtet werden, deren volle Ausbildung jedoch durch zufällige äußere Umstände gehindert wird. So sind die Luftwurzeln des Epheus, welche dicht gedrängt und reihenweise auf der Schattenseite der Sprossaxen entspringen, im Stande, wenn man ihnen Erde darbietet, zu langen, typischen, verzweigten Wurzeln auszuwachsen, weil Dunkelheit und Feuchtigkeit ihre Entwicklung begünstigen; für gewöhnlich dagegen, wo sie in

der Luft zu stark austrocknen und durch das Licht am Wachsthum gehindert werden, bleiben sie einfache, meist kurze Fäden, die aber für Berührung reizbar und zugleich negativ heliotropisch sich fest an Baumstämme, Felsen, Mauern, an denen die Sprosse emporklettern, anlegen und so als Klammerorgane dienen. Sehr lehrreich in Bezug auf die Fähigkeit der Wurzeln sich den äußeren Lebensbedingungen anzupassen, sind auch die langen Luftwurzeln mancher tropischer Aroideen, z. B. die von Monstera. Diese in der Knospe des kletternden Stammes entspringenden, kräftigen, oft 6—8 und mehr mm dicken Wurzeln, bilden sich ebenfalls, wenn man einen Spross abschneidet und in Erde steckt, zu gewöhnlichen, verzweigten Nahrungswurzeln aus. Sind sie dagegen genöthigt, durch die Luft hinabzuwachsen, was zuweilen mehrere Meter weit geschieht, dann bleiben sie ganz einfach, unverzweigt, bis endlich die Spitze in die Erde eindringt und dort ein vielfach verzweigtes Wurzelsystem erzeugt. Haben diese Luftwurzeln Gelegenheit sich einer Mauer, einem dicken Baumstamm u. dgl. anzuschmiegen, so legt sich schon die Spitze fest an, es entstehen hinter derselben Wurzelhaare und Seitenwurzeln, welche sich ebenfalls der Unterlage anschmiegen. Die schon erwähnten Wurzelträger mancher Selaginellen verhalten sich im Grunde ganz ähnlich, auch bei ihnen tritt die wahre Wurzelnatur erst dann hervor, wenn sie in die Erde eindringen. Speciell für das Leben in der Luft organisirt sind dagegen die Luftwurzeln vieler tropischer Orchideen, welche auf den Ästen hoher Bäume wohnen. Hier sind die Luftwurzeln in erster Linie Klammerorgane: durch die Berührung mit der Rinde des Baumes gereizt, umschlingen sie die Äste und schmiegen sich denselben fest an; zugleich haben sie aber die Aufgabe, der Pflanze Wasser zuzuführen und womöglich lösliche Stoffe aufzusaugen. Letzteres wird dadurch erreicht, dass sie da, wo sie den festen Körper berühren, Wurzelhaare austreiben, welche sich diesem ebenfalls dicht anlegen. Die Wasseraufnahme dagegen wird bei diesen Luftwurzeln dadurch begünstigt, dass hinter dem fortwachsenden, grünen Ende aus der äußeren Gewebeschicht die sogenannte Wurzelhülle entsteht: sie ist mehrere Zellenschichten dick und erscheint als ein weißer, schwammiger Überzug, weil ihre Zellen Luft enthalten. Die Zellwände sind imbibitionsfähig und nicht nur im Stande Regenwasser und Thau, sondern auch den Wasserdampf der Luft aufzusaugen. Ähnlich verhalten sich auch die Luftwurzeln mancher tropischer Aroideen, z. B. Anthuriumarten, Philodendron, Rhaphidophora, Monstera u. a.

Wie der Parasitismus überhaupt degradirend auf die Organismen einwirkt und Rückbildungen der Organe veranlasst, so auch bei den Wurzeln; je entschiedener das Schmarotzerthum bei den phanerogamen Parasiten sich geltend macht, desto mehr verlieren ihre Wurzeln ihre gewohnte typische Struktur und endlich bleiben nur formlose Gewebemassen oder selbst vereinzelte Zellen übrig, die mit echten Wurzeln nur noch die Eigenschaft gemein haben, in das Substrat einzudringen und dort Nahrung aufzusaugen.

Von den botanischen Schriftstellern werden derartige Wurzeln als Haustorien bezeichnet. Einige Beispiele mögen das Gesagte weiter erläutern [1]).

Bei unserer Mistel (viscum album), welche bekanntlich auf Stämmen und Astkronen von Äpfelbäumen, Rosskastanien, Kiefern, Pappeln und anderen Arten wohnt, dringen die Wurzeln zwar in Rinde und Holz ein, jedoch, wie man annehmen darf, vorwiegend nur, um dort Wasser und darin gelöste Mineralstoffe aufzusaugen, nämlich den sogenannten rohen Nahrungssaft, der im Holz der Bäume zu den Blättern hingeführt wird; ob die in der Rinde verlaufenden Wurzeln der Mistel dem Baum vielleicht auch organische Stoffe entziehen, ist ungewiss; jedenfalls steht soviel fest, dass die ungemein chlorophyllreichen Sprosse der Mistel durch Assimilation selbständig organische Stoffe erzeugen; selbst die in Holz und Rinde wuchernden Wurzeln sind chlorophyllreich und grün; jedenfalls ist der Parasitismus der Mistel bezüglich ihrer Ernährung nur ein partieller und dementsprechend auch der degradirende Einfluss des Schmarotzerthums nur unbedeutend.

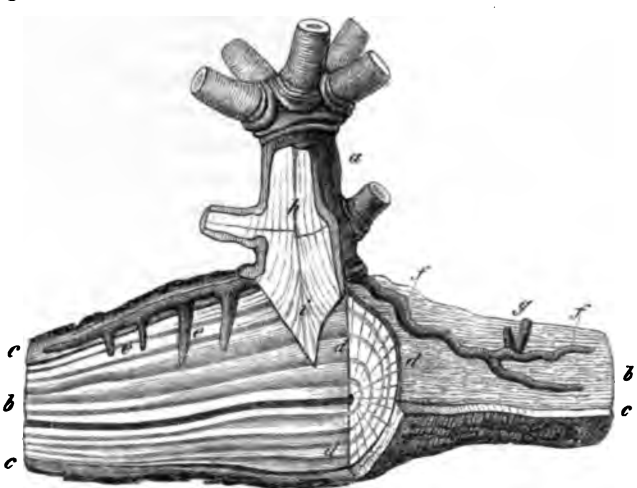


Fig. 15. Unterer Theil des Stammes *a* der Mistel (Viscum album): *h* das Holz der Sprossaxe, *i* die Hauptwurzel. — *f f* Wurzeln in der Rinde des ernährenden Baumastes (*c*) hinwachsend; bei *g* entspringen daraus zwei Knospen: — *e e* die sogen. Senker, Wurzeln welche durch das Cambium in das jüngste Holz eindringen und von diesem später umhüllt werden: *b b* Holz des Baumastes, bei *d d* halbquerdurchschnitten, die Jahrringe zeigend. (Nat. Gr.)

Haftet eine klebrige Mistelbeere an einem jüngeren, mit dünner Korkschicht überzogenen Baumzweige, so keimt der sehr chlorophyllreiche, ziemlich große Embryo. Sein Wurzelende wendet sich vom Licht weg nach dem Aste hin, die Keimwurzel durchbohrt die Rinde und gelangt durch das Cambium bis an das Holz; wenn ihre Spitze später tief im Holz sitzt, so geschieht das dadurch, dass die neu entstehenden Holzlagen des Astes die Wurzelbasis umwachsen, während diese in entsprechendem Grade sich ein wenig verlängert; spätere, wie es scheint, aus der Stammbasis entspringende Wurzeln wachsen innerhalb der lebenden, saftigen Rinde hin und aus ihnen entspringen Seitenwurzeln auf der dem Holz des Wirthes zugekehrten Seite; sie dringen durch die Cambiumschicht bis an das Holz vor, werden dann von den jüngeren Holzlagen umwachsen, indem sie sich an ihrer Basis entsprechend verlängern und stellen nun die sogenannten Senker der Mistel

dar. Von diesen drei Wurzelformen haben, wie es scheint, nur die in der Rinde geschlängelt hinlaufenden eine Wurzelkappe, die aber auch hier nicht deutlich ausgebildet ist. Der anatomische Bau der Viscumwurzeln lässt von dem so charakteristischen Bau echter Wurzeln wenig erkennen; selbst das so bezeichnende axile Gefäßbündel ist wesentlich reducirt, besonders auffallend aber ist die den Umständen angepasste Eigenthümlichkeit der Senker, dass ihr Vegetationspunkt sich in Dauergewebe umwandelt, während das, allerdings unbeträchtliche, Längenwachsthum an derjenigen Stelle fortgeführt wird, welche in der Cambiumsschicht des Baumastes liegt. Trotz alledem wird kein Unbefangener anstehen, diese grünen, wenn auch kappenlosen, anatomisch ebenfalls abweichenden Organe der Mistel als reducirte Wurzeln zu betrachten, was insofern von einigem Gewicht ist, als wir hier eine der ersten Stufen der durch Parasitismus an Wurzeln erzeugten Reduktion vor uns haben. Schließlich sei noch erwähnt, dass die in der Rinde des Wirthes verlaufenden Viscumwurzeln sehr thätige Vermehrungsorgane darstellen: aus ihnen entspringen Sprosse, welche die Rinde des Baumes durchbrechend an das Licht hervortreten und von denen dann wieder neue Wurzeln in der Rinde hinlaufen, so dass zuweilen der ganze Baum von der Astkrone bis zur Wurzel hin von der Mistel inficirt ist, wie man es zuweilen an alten Apfelbäumen findet.

Wie die Mistel, so schmarotzen auch die Cuscuta-Arten auf den oberirdischen, grünen Sprossen holzbildender Pflanzen; ihr Parasitismus ist aber vollständig, denn sie besitzen nicht nur keine im Boden haftende Wurzel, sondern sie entbehren auch völlig des Chlorophylls, sind also genöthigt, ihre gesammte Nahrung dem Wirth zu entnehmen. Dies thun sie durch Haustorien, welche innerhalb des schlingenden Cuscuta-Stengels nur da entstehen, wo dieser die Nährpflanze fest umwindet und wahrscheinlich ist es der hierbei ausgeübte Druck, der die Entstehung der Haustorien veranlasst. Dass diese letzteren als reducirte Wurzeln aufzufassen sind, kann nach allen vorliegenden Untersuchungen so wie nach unserer Figur kaum zweifelhaft sein. Nicht nur der Ort und die Veranlassung ihrer Entstehung, sondern auch die ersten Jugendzustände dieser Organe stimmen mit denen typischer Wurzeln überein. Bei der weiteren Entwicklung tritt jedoch eine auffallende Abweichung von diesen ein: das dem Wurzelkörper entsprechende Gewebe des Haustoriums ordnet sich in ein Bündel von Reihen gestreckter Zellen, welche am Ende fortwachsend zuerst die Cuscutarinde, sodann die Rinde des Nährsprosses durchbrechen, um bis zum Holzkörper des letzteren vorzudringen oder auch diesen bis ins Mark hinein zu durchsetzen. Hierbei können sich die Zellenreihen des Wurzelkörpers sogar als vereinzelte Fäden isoliren, welche im Gewebe des Wirthes hinwachsen. In der Axe des Haustoriums ist auch noch der axile Gefäßbündelstrang echter Wurzeln zu erkennen und die Gefäße desselben setzen sich an die Gefäße im Holzkörper der Nährpflanze an. Diese innige Vereinigung des Cuscuta-Haustoriums mit

dem Stengel der Nährpflanze wird noch unterstützt durch eine das Haustorium in Form eines Ringwalles umgebende Wucherung des Cuscutagewebes, welche sich dem Nährspross fest anlegt.

Ähnliche, aber noch weiter von dem Typus echter Wurzeln abweichende Haustorien entwickeln sich an den übrigens typischen, in der Erde verzweigten Wurzeln von Thesium und Rhinanthus, grünblättrigen Pflanzen, welche den Parasitismus nur nebenbei betreiben und mit einzelnen ihrer Wurzelfäden sich an die Wurzeln benachbarter Pflanzen ansaugen.

Den letzten Schritt in der Reduktion der Wurzelbildung bei phanerogamen Parasiten finden wir schließlich bei den Balanophoreen und Rafflesiaceen. bei denen, wie schon früher erwähnt wurde, der Vegetationskörper

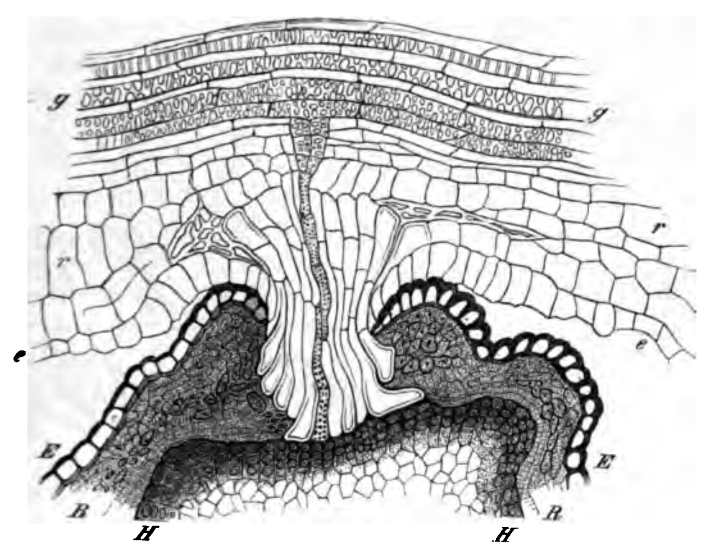


Fig. 16. Haustorium von Cuscuta epilinum, an dem axilen Gefäßbündel g unter der Rinde r r der Cuscutasprossaxe entspringend; e e die Epidermis der letzteren; E die Epidermis des Linumstengels, R dessen Rinde, H dessen Holz. — Die Cuscutaaxe und deren Haustorium im Längsschnitt, der Linumstengel im Querschnitt gesehen (vergr.).

abgesehen von den Blüthensprossen nicht einmal mehr die Differenzirung in Spross und Wurzel erkennen lässt. Bei den Rafflesiaceen stellt er formlose Zellenmassen dar, welche im Gewebe des Wirthes sich verbreiten und bei den Balanophoreen bewirkt ihr Parasitismus Gewebewucherungen an der befallenen Wurzel der Nährpflanze, welche die Verbindung des Parasiten mit dieser noch inniger machen und in mancher Beziehung an die durch Insekten hervorgerufene Gallenbildung erinnern. (Vergl. die Abbildungen auf p. 36).

Aus dem über die Parasiten Mitgetheilten geht hervor, dass die typischen Wurzeln der Gefäßpflanzen unter Umständen ihre äußere Form und anatomische Struktur vollständig verlieren können, wobei nur ihre physiologischen Haupteigenschaften erhalten bleiben.

Wenden wir uns nun zu den einfacher organisirten Pflanzen, zu den Moosen und Algen, so finden wir der einfacheren Gesammtorganisation entsprechend auch Wurzeln von einfacherem Bau, rudimentäre Wurzelformen, an denen aber die wesentlichen physiologischen Eigenschaften echter Wurzeln ganz ebenso deutlich wie an diesen hervortreten; es ist daher wenn auch an und für sich gleichgiltig doch ein logischer Missgriff, diese Organe der Moose und Algen mit einem besonderen Ausdruck als Rhizoiden



Fig. 17. *A* Längsschnitt der Blüthe von Brugmansia Zippelii, deren Vegetationskörper in einer Cissuswurzel *w* schmarotzt. — *f* der Fruchtknoten, der in *B* im Querschnitt dargestellt ist (nat. Gr. nach SOLMS-LAUBACH).



Fig. 18. Balanophora fungosa; *w* die Wurzel der Nährpflanze, aus welcher der knollige Theil des Parasiten hervorwächst; in diesen dringen die als dunkle Adern dargestellten Holzbündel der Nährwurzel ein; *a b c* junge Blüthenstände (nat. Gr.).

zu bezeichnen, da es doch eben Aufgabe der vergleichenden Organographie sein muss, die ihrem Wesen nach als gleichartig erkannten Organe auch gleichartig zu benennen.

Auch auf diesem Gebiet indessen muss es genügen, einige wenige Beispiele hervorzuheben. Wenden wir uns zunächst an die Laubmoose[2]), welche sich in ihrer Sprossbildung den Gefäßpflanzen so nahe anschließen. Aus der ungeschlechtlich erzeugten Fortpflanzungszelle, der Spore eines

Laubmooses entsteht nicht sofort die eigentliche Moospflanze, sondern ein viel einfacheres, aus gegliederten und vielfach verzweigten Zellfäden bestehendes Pflänzchen, das sogenannte Protonema. Schon bei der Keimung und noch mehr bei dem weiteren Wachsthum desselben tritt der Gegensatz von Spross und Wurzel deutlich genug hervor; während an dem einen Ende der keimenden Spore ein chlorophyllhaltiger, über das Substrat sich erhebender oder oberflächlich auf ihm hinkriechender Faden mit Verzweigungen, welche in mancher Beziehung an Blätter erinnern, sich entwickelt, tritt aus dem anderen Ende der Spore ein chlorophyllfreier Faden hervor, der sich sofort in das Substrat einbohrt, in gewisser Hinsicht einer Hauptwurzel vergleichbar und wie diese ein Verzweigungssystem von Wurzeln erzeugend.

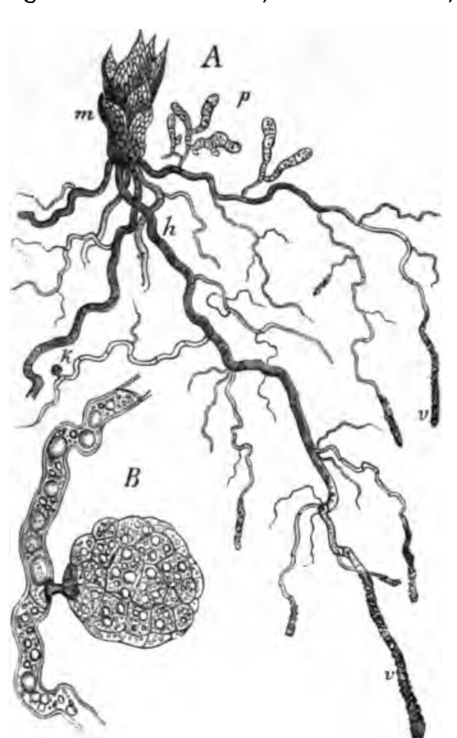


Fig. 19. *A* junges Pflänzchen eines Laubmooses Barbula (*m*), mit den Wurzeln *k*, deren fortwachsende Enden *v v* mit Körnchen des Bodens verwachsen sind; bei *p* treibt eine oberflächlich hinziehende Wurzel chlorophyllhaltige Zweige, d. h. Protonema; bei *k* sitzt eine knollenförmige Knospe an einer unterirdischen Wurzel; dieselbe ist in *B* stärker vergrössert (*A* 20 mal, *B* 300 mal vergr.).

Wie aber selbst bei den Gefäßpflanzen die erste Keimwurzel gewöhnlich schwächlich bleibt und durch spätere, aus dem Stamm entspringende, ersetzt wird, so auch am Protonema der Laubmoose, aus dessen kriechenden Sprossaxen, ähnlich wie aus kriechenden Sprossen der Gefäßpflanzen, stellenweise Wurzeln entspringen, während aus den Protonemasprossen gleichzeitig die mit Blättern besetzten eigentlichen Moosstämmchen hervorgehen, ein Vorgang, welcher der Bildung von blühbaren Laubsprossen aus den Rhizomen und Stolonen der Gefäßpflanzen entspricht. Aus den Sprossaxen dieser Laubmoosstengel nun entstehen abermals Wurzelfäden, entweder nur aus den basalen Partien, ähnlich wie bei dem türkischen Weizen und anderen Monocotylen, oder schon dicht unter dem Vegetationspunkt des Stämmchens, so dass dieses schliesslich mit einem dichten Wurzelfilz überzogen ist, ganz ähnlich wie die Stämme mancher Baumfarne. Ist der Laubspross des betreffenden Mooses dorsiventral, schief oder horizontal gelegt, mit verschieden organisirter Ober- und Unterseite, so entstehen in acropetaler Reihenfolge Wurzelfäden nur aus der dem Substrat zugekehrten Schattenseite.

In allen diesen Verhältnissen gleichen die Rhizoiden der Laubmoose vollkommen den typischen Wurzeln der Gefässpflanzen, das Abweichende besteht eben nur darin, dass sie dem einfachen Zellenbau der Moose entsprechend nicht aus Gewebemassen, sondern aus gegliederten Zellenfäden bestehen, aber, soweit es dieser anatomische Bau überhaupt erlaubt, stimmen auch die Wachsthumsverhältnisse mit denen echter Wurzeln überein: eine das Ende des Wurzelfadens der Laubmoose einneh-

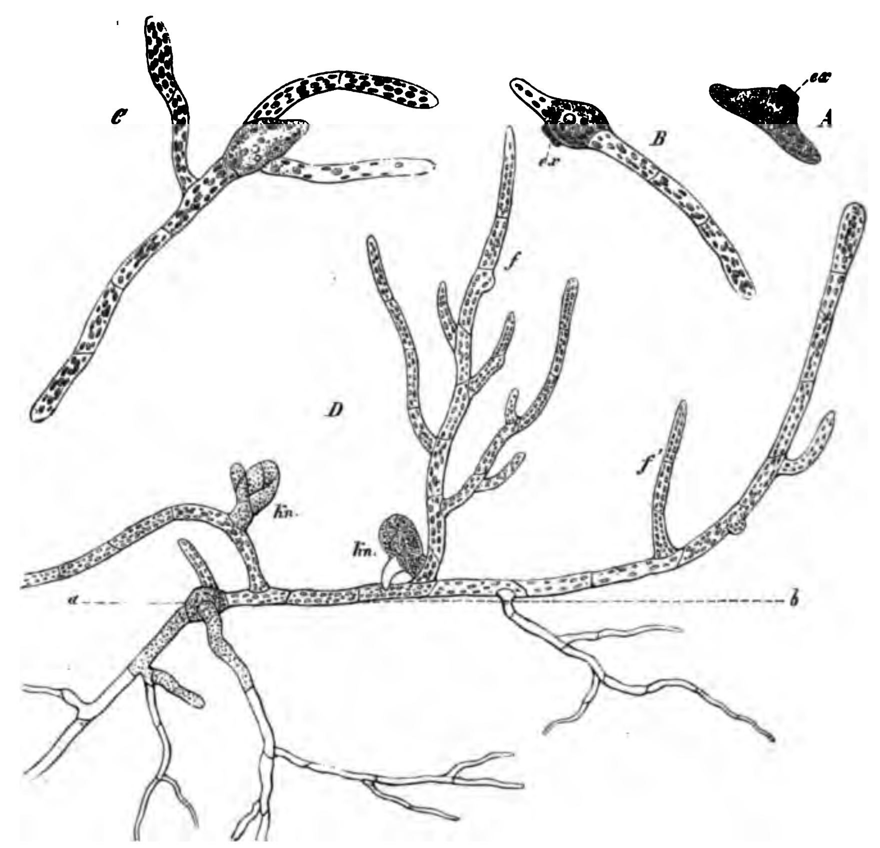


Fig. 20. *A*, *B*, *C* Keimung von Funaria hygrometrica (eines Laubmooses); *D* ältere Keimpflanze, auf der Erdoberfläche *a b* hinkriechend; aus dem bei *f f'* verzweigten, bei *kn* Laubsprosse bildenden kriechenden Protonemaspross entspringen Wurzeln, welche in den Boden eindringen (nach Müller; stark vergr.).

mende lange Zelle entspricht dem wachsenden und zellenbildenden Ende einer phanerogamen Wurzel, nur in dieser einen Zelle findet das Längenwachsthum statt und zwar an ihrem freien Ende, welches dem Vegetationspunkt entspricht und weiter rückwärts den in Streckung begriffenen Theil einer Wurzel repräsentirt. Durch schief gestellte Querwände werden dem Wurzelfaden neue Glieder zugesetzt, aus denen seitliche Wurzelfäden mit ganz ähnlichen Eigenschaften wie die Seitenwurzeln der Gefäßpflanzen

entspringen. Wie nur die jüngeren Partien einer echten Wurzel durch ihre Wurzelhaare mit dem Boden verwachsen, so tritt eine ähnliche Verwachsung bei den Mooswurzeln ebenfalls nur an dem jüngeren Ende ein, weiter rückwärts davon wird die Zellhaut dicker und nimmt mehr oder weniger die Festigkeit, Resistenz und dunkle Färbung an, wie sie an den älteren Wurzelfäden z. B. der Farnkräuter und Schachtelhalme gefunden wird. Wenn auch der Geotropismus, Heliotropismus, die Empfindlichkeit für Druck und Feuchtigkeit an den Mooswurzeln bisher noch nicht direkt untersucht worden ist, so lässt sich doch aus ihrem ganzen biologischen Verhalten mit Bestimmtheit schließen, dass sie in all' diesen Beziehungen echten Wurzeln vollkommen gleichen.

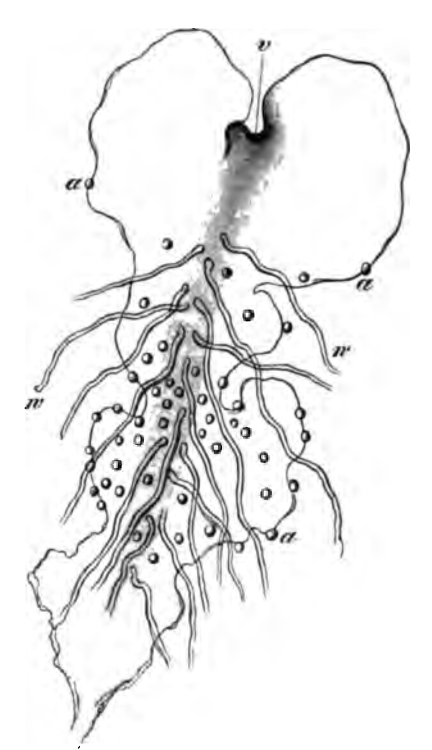


Fig. 21. Vorkeim (Prothallium) eines Farnkrautes (Osmunda regalis) von der Unterseite gesehen; *a* die Antheridien; *w* Wurzelschläuche; *v* der Vegetationspunkt (vergr.).

Noch einfacher organisirt sind die Wurzeln der Lebermoose, besonders der mit flach ausgebreiteten, bandartigen Sprossen, z. B. der Marchantien: aus der beschatteten Unterseite dieser dorsiventralen Sprosse treten als bloße Ausstülpungen gewisser Epidermiszellen dünnwandige, enge aber sehr lange Schläuche hervor, welche in die Erde tief eindringen, ohne sich zu verzweigen. In der Einfachheit ihres anatomischen Baues gleichen sie anscheinend nur den Wurzelhaaren der Gefäßpflanzen, mit denen sie in der That insofern übereinstimmen, als sie unmittelbar wie diese das Ernährungsgeschäft besorgen; dabei haben diese einfachen Schläuche jedoch die wesentlichen physiologischen Eigenschaften typischer Wurzeln, wie aus ihrem ganzen Verhalten mit Bestimmtheit zu schließen ist: ihre Empfindlichkeit für Licht und Feuchtigkeit, ihre Entstehung unter dem Einfluss von Gravitation und Druck steht außer Zweifel. Wir haben an den Wurzelschläuchen der Marchantien und anderer flachsprossiger Lebermoose Organe der einfachsten Struktur vor uns, in denen sich alle physiologischen Eigenschaften der Wurzelhaare und des Wurzelkörpers der höher organisirten Gefäßpflanzen vereinigen, zum abermaligen Beweis dafür, dass diese physiologischen Eigenschaften von dem zelligen Bau der höheren Pflanzen durchaus unabhängig sind. Mit den Lebermoosen stimmen die Prothallien der Farne betreffs der Wurzelbildung

so vollständig überein, dass es zur Erläuterung beider genügt, auf Fig. 21 hinzuweisen.

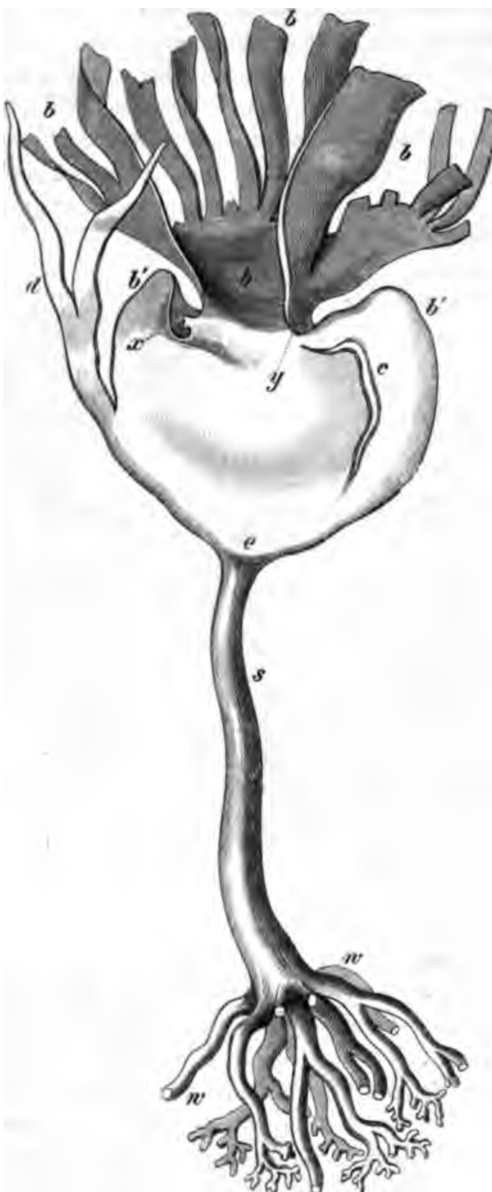


Fig. 22. Ganze Pflanze von Laminaria Claustoni; *w* die Wurzel; *s* Sprossaxe; *b b* das alte zertheilte Blatt; *b' b'* das neu entstehende Blatt, dessen Gewebemasse aus dem Vegetationspunkt *e* entspringt; *g* Grenze des abgestorbenen und neuen Blattes. Bei *c* beginnt das neue Blatt zu zerspalten, bei *x* ist ein anderer abgespaltener Theil *d* abgerissen (1/3 der nat. Gr.).

Wenden wir uns nun zu den Algen, so begegnen wir, wie in Bezug auf alle übrigen Organisationsverhältnisse, so auch betreffs der Wurzelbildung einer großen Mannigfaltigkeit. Dabei ist aber im Allgemeinen als maßgebend festzuhalten, dass die Algen mit seltenen Ausnahmen ganz im Wasser leben, mit ihrer gesammten Körperoberfläche dieses und die darin gelösten Nährstoffe aufnehmen können, dass also die Wurzeln der Algen für die Nahrungsaufnahme nur von ganz untergeordneter Bedeutung sein müssen, wogegen bei ihnen die zweite Haupteigenschaft der Wurzeln, Haftorgane zu sein, besonders klar hervortritt.

Betrachten wir zuerst die großen, auch in anatomischer Hinsicht hoch organisirten Gattungen Fucus und Laminaria; da finden wir die Basis der ganzen Pflanze durch eine vielfach verzweigte Wurzel an Steinen, Felsen u. dgl. festgeklammert. Der Versuch in ein ernährendes Substrat einzudringen, wird kaum gemacht, weil er nach dem Gesagten überflüssig ist; es genügt hier, dass die Wurzeln als Haftorgane irgend einen festen Körper umklammern, da die ganze Oberfläche der Pflanze Nahrung aufnimmt, aber auch dem Stoss des Wassers ausgesetzt ist.

Wenn man sich mit den früher beschriebenen Eigenschaften der typischen Wurzeln hinreichend bekannt gemacht hat, so kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass diese Haftorgane der großen Tange Wurzeln sind, bei denen das Ernährungsgeschäft Nebensache ist; ihre anatomische Struktur, ihr Zellenbau entspricht dabei dem Gesammtcharakter der Pflanze: diese Wurzeln bestehen aus Gewebemassen, wie die der Gefäßpflanzen, sie verzweigen sich dichotomisch, wie die der Lycopodiaceen.

Gehen wir dann zu Algen von einfacherem Zellenbau über, so begegnen wir u. a. der Abtheilung der Characeen, deren Wurzeln in den wesentlichsten Eigenschaften mit denen der Laubmoose übereinstimmen, einfache Zellenfäden mit schiefen Querwänden, welche in das Substrat eindringen und sich dort verzweigen. Endlich wären hier die Wurzeln der nicht cellulären Algen zu erwähnen, die wir bereits früher bei der Gattung Botrydium kennen gelernt haben. (Vergl. p. 7.) Dass bei diesen überhaupt nicht cellulären Pflanzen auch die vielfach verzweigten Wurzeln nicht zellig gekammert sind, versteht sich von selbst und es wurde schon hervorgehoben, dass dieser einfache nicht celluläre Bau sie dennoch nicht hindert, alle wesentlichen physiologischen Eigenschaften einer typischen Wurzel zu entfalten.

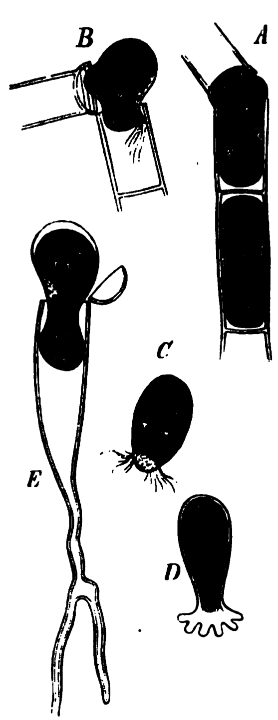


Fig. 23. Oedogonium, Entwicklung der Zoosporen (nach PRINGSHEIM; 350 mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freie Zoospore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Zoospore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet, an welchem Wurzel und Spross zu unterscheiden sind.

Bei denjenigen Algen, deren Sprosse einfach gegliederte Fäden oder Zellreihen sind, wie bei der Gattung Oedogonium, Cladophora u. a., ist die Wurzel gewöhnlich im Verhältniss zum grünen Spross sehr klein, da diese geringe Größe bei einfachster Organisation genügt, um ein Haftorgan herzustellen, dessen mechanische Leistung ohnehin bei der Lebensweise dieser Pflanzen gar wenig in Anspruch genommen wird. Bei der Gattung Spirogyra begegnen wir in dieser Beziehung sogar dem extremen Fall, dass bei der Keimung der Spore der Sprosstheil sich kräftig entwickelt, während das Wurzelende gewissermaßen nur angedeutet ist und nicht einmal mehr als Haftorgan benutzt wird; die einfachen unverzweigten Fäden dieser Pflanze schwimmen nämlich ganz frei im Wasser. Dennoch fehlt den Spirogyren die Fähigkeit der Wurzelbildung nicht; zerschneidet man die langen Fäden derselben und legt die Stücke auf nassen Torf, so

treiben einzelne ihrer Zellen verzweigte, farblose Schläuche aus, die sich wie Wurzeln verhalten. In dieser Beziehung finden wir auch bei hochentwickelten Pflanzen ähnliche Fälle; einerseits die Bewurzlung abgeschnittener Sprosstheile bei vielen Gefäßpflanzen; andererseits die Wirkung, welche dauernde Berührung mit einem festen Körper auf die Neubildung von Wurzeln ausübt, so z. B. bei Cuscuta und bei den Brutknospen von Marchantia.

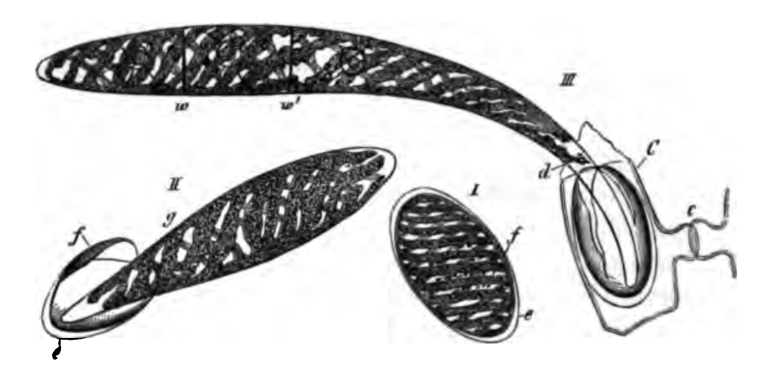


Fig. 24. Keimung von *Spirogyra jugalis* (nach PRINGSHEIM in Flora 1852 Nr. 30); *I* ruhende Zygospore; *II* beginnende Keimung derselben, *III* weiter entwickelte Keimpflanze aus einer Zygospore, die in der Fadenzelle *C* eingeschlossen war, an welcher noch der Copulationsapparat zu sehen ist. — *e* äussere Zellstoffhaut der Spore, *f* gelblichbraune Hautschicht, *g* die dritte innerste Hautschicht der Spore, welche den Keimschlauch bildet. — *w w'* die ersten Querwände des Keimschlauchs, dessen hinteres Ende (*d*) in einen schmalen Wurzelfortsatz auswächst.

Endlich zu den Pilzen übergehend wurde schon in der ersten Vorlesung (p. 8) erwähnt, dass das Mycelium derselben in physiologischer Beziehung den typischen Wurzeln gleicht, die hier allerdings nicht blos Wasser und gelöste Salze, sondern auch organische Nahrungsstoffe aufzunehmen haben. Von einigen besonderen Fällen complicirterer Gewebebildung abgesehen, besteht das Mycelium aus vielfach verzweigten Schläuchen, welche bei den Phycomyceten ungegliedert, in allen übrigen Fällen durch Querwände getheilt sind. Aus der Art, wie diese Zellenfäden in das Substrat eindringen, sich dort verzweigen, unter besonderen Umständen aus dem Substrat wieder hervordringen u. s. w., geht hervor, dass das Mycelium der Pilze bezüglich des Geotropismus und Heliotropismus in seiner Empfindlichkeit für Feuchtigkeit und Berührung mit typischen Wurzeln durchaus übereinstimmt. Wenn dabei das Mycelium zugleich die Eigenschaft besitzt Fruchtträger zu erzeugen, die wir schon früher als die Sprossbildung der Pilze bezeichnet haben, so liegt auch darin keine wesentliche Abweichung von den typischen Wurzeln; denn schon bei zahlreichen Phanerogamen und Gefäßkryptogamen besteht die Neigung, aus Wurzeln Sprosse zu erzeugen, in ganz hervorragendem Grade; ferner begegnen wir der Sprossbildung aus Wurzeln bei den Laubmoosen; es kann daher nicht gegen die Wurzelnatur

des Myceliums der Pilze sprechen, wenn aus ihm für gewöhnlich die Fruchtträger als Sprosse entspringen. In ganz ähnlicher Weise geschieht dies ja schon bei der chlorophyllfreien Monotropa.

Unter den Pilzen ist die Abtheilung der Flechten durch eine ganz besonders merkwürdige Form des Parasitismus ausgezeichnet. Das Pilzgewebe umhüllt nämlich die sie ernährenden chlorophyllhaltigen Algen so, dass diese letzteren wie ein histologischer Bestandtheil des Pilzes sich verhalten, der nun in gewissem Sinne eine chlorophyllhaltige Pflanze geworden ist. Dementsprechend ist nun auch die Sprossbildung der Flechten häufig eine weit vollkommenere als bei anderen Pilzen und daraus folgt wieder, dass bei ihnen der Gegensatz zwischen Spross und Wurzel schärfer ausgeprägt ist als bei anderen Pilzen. Dabei kann auch hier wieder die Wurzel vorwiegend nur als Haftorgan oder auch zugleich als Ernährungsorgan funktioniren. Das erstere ist der Fall bei vielen sogenannten Strauchflechten, welche mit schmaler Basis auf der trockenen Borke von Bäumen befestigt sind, z. B. die Gattung Usnea. Dagegen erscheinen die Wurzeln der sogenannten Laubflechten, deren dünne Sprosse als flache dorsiventrale Platten auf der Erde oder an Baumstämmen sich ausbreiten, wie bei der artenreichen Gattung Peltigera, nicht nur als Haft-, sondern auch als Ernährungsorgane. Von diesen hochorganisirten Flechtenformen bis hinab zu den sogenannten Krustenflechten, deren Vegetationskörper im Inneren trockener Baumrinde, Erde oder selbst harten Gesteins wächst, finden wir wieder eine Reihe von Übergangsformen bis zu solchen Fällen, wo von einer eigentlichen Spross- und Wurzelbildung kaum noch die Rede sein kann[1]).



Fig. 25. Ein Stück des laubartigen Körpers von Peltigera horizontalis; *a* die Apothecien, *r* die Wurzeln (nat. Gr.).



Fig. 26. Usnea barbata, eine strauchartig verzweigte Flechte; *a a* die Früchte; *f* das Haftorgan, welches auf der Rinde eines Baumes festsitzt.

Anmerkungen zur III. Vorlesung.

1) Betreffs der phanerogamischen Parasiten sind die wichtigsten Abhandlungen: Franz Unger, Beiträge zur Kenntniss der parasitischen Pflanzen — Eichler, die Balanophoreen in der Flora Brasiliensis, Heft 47, 1869 — Graf zu Solms-Laubach, über Bau und Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen in Jahrb. für wiss. Bot. VI. pag. 509 — Derselbe, über den Thallus von Pilostyles, bot. Zeitg. 1874 Nr. 4 und 5 — Derselbe, die Entwicklung der Blüthe bei Brugmansia, bot. Zeitg. 1876 pag. 449 — Ludwig Koch, die Klee- und Flachsseide, Heidelberg 1880 — Robert Hartig, über Viscum, Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen, Bd. VIII.

2) Vgl. Schimper: Recherches anatomiques et physiologiques sur le Mousses, Strassburg 1848 — Sachs, Lehrbuch der Bot., Kapitel Laubmoose — Hermann Müller, in Arbeiten des bot. Inst. Würzburg I. pag. 475.

3) Warum ich alle diese Organe als Wurzeln bezeichne, wird aus dem Zusammenhang des Textes hinreichend hervorgehen. Wenn das auch in wissenschaftlichen Kreisen vielfach noch vorhandene ungünstige Vorurtheil gegen die beschreibende Botanik endlich aufhören soll, so wird man wohlthun, sich der ganz überflüssigen Nomenclatur, wie sie in den Worten: Rhizoiden, Rhizinen u. dgl. enthalten ist, völlig zu entschlagen. Wohin sollte die Zoologie kommen, wenn sie die Füsse der Insekten ebenso wie ihre Augen und Flügel mit derartigen Namen bezeichnen wollte. Ist doch die Namengeberei in den letzten Jahren so weit gediehen, dass ein sogenannter Forscher die Wurzeln der Gefäßpflanzen als Thallus bezeichnete, bloß weil sie keine Blätter haben.

IV. Vorlesung.

Die typischen Sprossformen der Gefässpflanzen.

Das der Wurzel gegenüberstehende Vegetationsorgan bezeichnen wir ganz allgemein als Spross. Zwar giebt es abgeleitete (metamorphosirte) Sprossformen, welche im Substrat verborgen leben, wie es ja auch abgeleitete Wurzelformen giebt, welche, ihrer ursprünglichen Natur untreu geworden, außerhalb des ernährenden Substrates sich entwickeln. Aber die ursprüngliche und hervorragendste Eigenschaft der Sprosse ist es, dass sie sich über das Substrat erheben, um in der Luft (zuweilen im Wasser) und unter dem Einfluss des Lichtes ihre hauptsächlichste Lebensaufgabe zu erfüllen, nämlich vermöge ihres Chlorophyllgehaltes Kohlensäure zu zersetzen, organische Substanz zu erzeugen, aus welcher neue Sprosstheile und neue Wurzeln sich bilden können. Eine zweite vielleicht ebenso wesentliche Aufgabe der Sprosse besteht darin, dass sie eher oder später die eigentlichen Fortpflanzungsorgane, die sich an Wurzeln niemals bilden, nämlich die Sporangien und Sexualorgane, erzeugen.

Die Lebensweise, äußere Form und innere Struktur der Sprosse hängt nun davon ab, wie je nach Umständen diese beiden Hauptaufgaben, die Assimilation und Erzeugung der Fortpflanzungsorgane, gelöst werden. In manchen Fällen genügt es, dass der chlorophyllhaltige Spross sich einfach über das Substrat zum Licht erhebt, assimilirt und dann die Fortpflanzungsorgane erzeugt. Meist jedoch tritt eine weitergehende Arbeitstheilung innerhalb eines Sprosses oder Sprosssystemes ein, indem die einen Auszweigungen als unterirdische Sprosse die Assimilationsprodukte der oberirdischen aufspeichern, zu Reservestoffbehältern sich umbilden, während sehr häufig besondere Auszweigungen der Sprosse speciell mit der Bildung von Fortpflanzungsorganen betraut sind. Dass an den Sprossen je nach ihrer Lebensweise auch Wurzeln entstehen können, wurde schon vielfach erwähnt; sie stellen daher für gewöhnlich den eigentlichen Körper der Pflanze dar, an welchem alle übrigen Organe, wie die Gliedmaßen am Rumpf eines Thieres, auftreten.

Die Abweichungen von der hier bezeichneten ursprünglichen Natur der Sprosse, ihre Metamorphosen und Reduktionen gehen viel weiter und sind weit mannigfaltiger als bei den Wurzeln, auch ist es nicht so leicht wie bei diesen den physiologischen Grundcharakter klar und erschöpfend auszusprechen. Es wird die Aufgabe späterer Vorlesungen sein, diese enorme Mannigfaltigkeit der Sprossbildung an einer Reihe von Beispielen zu veranschaulichen. Für heute dagegen wollen wir uns ausschließlich mit

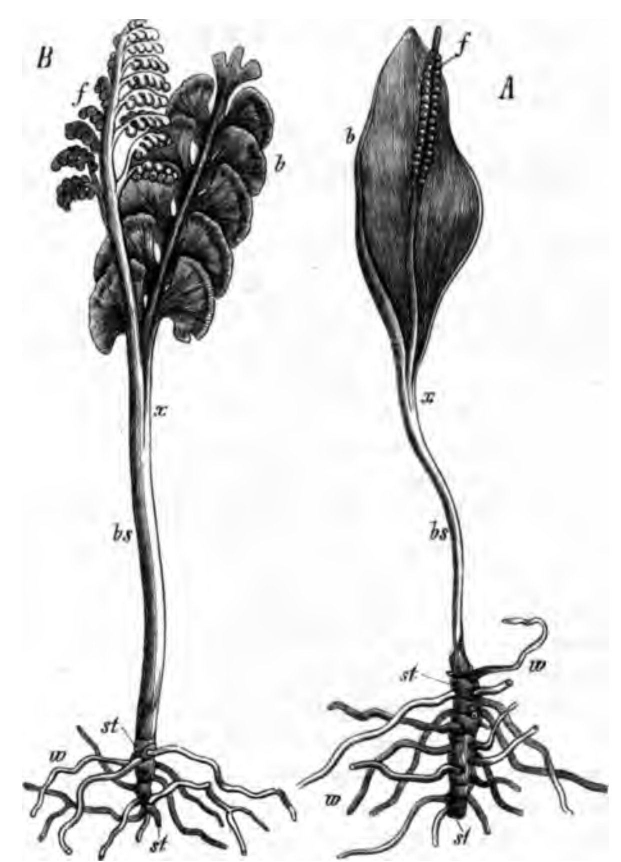


Fig. 27. *A* Ophioglossum vulgatum; *B* Botrychium Lunaria, beide in natürl. Gr., *w* Wurzeln, *st* Stamm, *bs* Blattstiel, *x* die Stelle der Verzweigung des Blattes, wo die sterile Lamina *b* von der fertilen *f* sich trennt. Die Sprossaxe bleibt immer in der Erde verborgen; nur die Blätter derselben, und zwar jährlich nur eines, treten an das Licht hervor.

den Eigenschaften der typisch ausgebildeten Sprosse befassen, wie sie sich bei der großen Mehrzahl der Gefäßpflanzen vorfinden. Das, was der Nichtbotaniker von der Pflanzenwelt abgesehen von den größeren Blüthen der Phanerogamen ausschließlich zu sehen bekommt und kennt, sind eben die Sprossbildungen, die wir hier im Auge haben. Es sind gewöhnlich die sogenannten Stengel oder Stämme mit den daran sitzenden Blättern, und um jedes Mißverständniß zu vermeiden, füge ich noch hinzu, dass ich zunächst

ausschließlich diejenigen Sprosse betrachten will, deren Blätter Chlorophyll enthalten. Solche Blätter nennt man Laubblätter und dementsprechend die Sprosse Laubsprosse. Nur mit diesen haben wir es zunächst zu thun. Ein Palmenstamm mit seiner mächtigen Blattkrone ist also ein Laubspross, ebenso der mit grossen Blättern besetzte, aufrechte Stamm einer Tabakpflanze. Gewöhnlich verzweigen sich die Laubsprosse d. h. ein Laubspross erzeugt an bestimmten Stellen neue Sprosse, die ihrerseits dasselbe thun, und so entsteht aus einem Spross nach und nach ein Sprosssystem, an welchem jedes einzelne Glied als Mutterspross oder Tochterspross zu bezeichnen ist, je nachdem seine Beziehung zu einem vorausgehenden oder nachfolgenden Spross angedeutet werden soll. Mutter- und Tochtersprose können unter sich gleichartig oder ungleichartig sein. Die Coniferen z. B. die Tannen und Kiefern, ebenso die Laubbäume und eine große Zahl von einjährigen Pflanzen, z. B. der Stechapfel, der Hanf u. s. w. sind in ihren oberirdischen Theilen Verzweigungssysteme, welche sich aus dem ursprünglichen Keimspross des Samenkorns entwickelt haben.

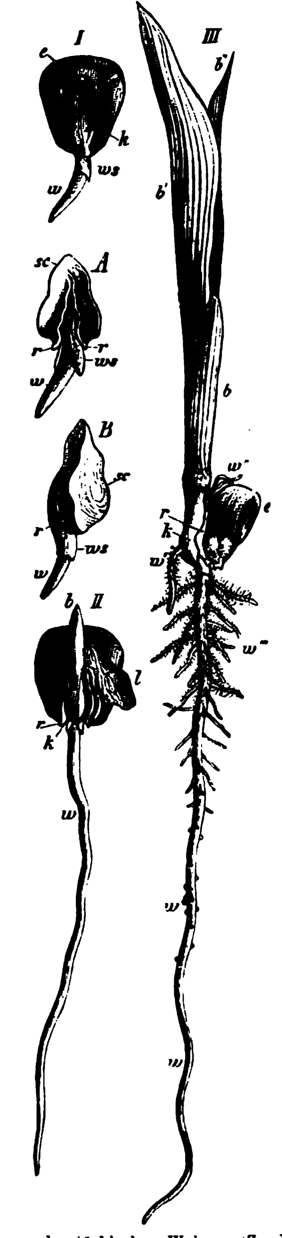


Fig. 28. Keimung des türkischen Weizens (Zea Mais); Altersfolge wie *I*, *II*, *III*. — *A* und *B* der aus *I* herausgenommene Keim mit seinem Saugorgan *sc*. — Es bedeutet überall *w* die Hauptwurzel, *ws* die Wurzelscheide, *w'*, *w''* Nebenwurzeln; *b* die ersten Blätter; *k* das erste Glied der Sprossaxe; *r* Rand des Saugorgans; *e* der Endospermkörper von der Fruchtschale umgeben (nat. Gr. vergl. Fig. 5).

Wie schon früher angedeutet besteht ein typischer Spross aus den Blättern und der Sprossaxe, die aber zunächst nicht eigentlich als verschiedene Organe, sondern wesentlich nur als Theile eines Organes zu be-

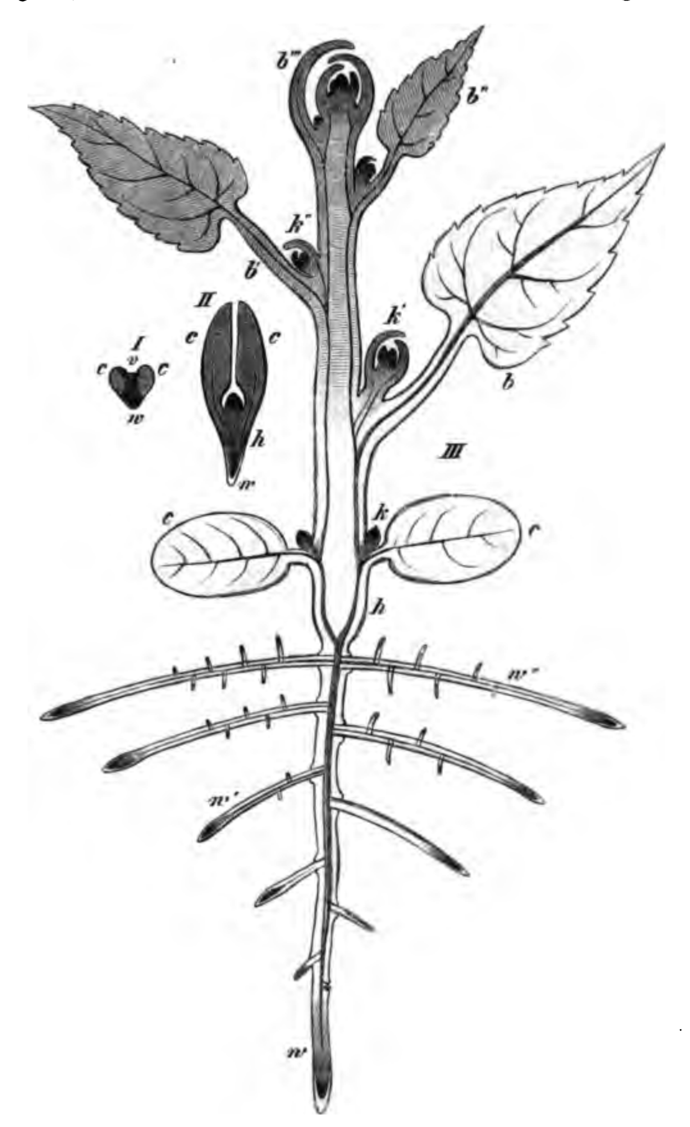


Fig. 29. Schema einer dicotylen Pflanze, *I* und *II* embryonale Zustände, *III* nach der Keimung; *c c* Cotyledonen; *w*, *w'* Wurzeln; *h* hypocotyles Glied der Sprossaxe, *b*—*b'''* Blätter; *k*—*k''* Knospen. Die Vegetationspunkte sind schwarz, die in Streckung begriffenen Theile grau gehalten.

trachten sind, wenn auch immerhin durch eigenartige Entwicklung und spätere Weiterbildung sowohl die Blätter als die Sprossaxen sich geradezu als ganz gesonderte Organe darstellen können. Ihrem Wesen nach und

wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, sind aber die Blätter im Grunde weiter nichts als die Ausbuchtungen, Auswüchse der Sprossaxe, welche durch ihre starke Flächenentwicklung geeignet sind, das in ihnen enthaltene Chlorophyll dem Licht und der kohlensäurehaltigen Luft in möglichst zweckmäßiger Form darzubieten, damit der Assimilationsprocess, die Erzeugung der organischen Substanz für die ganze Pflanze, mit möglichst großer Energie stattfinden könne. Die Sprossaxe erscheint hierbei zunächst nur in der simplen Eigenschaft eines Trägers, an welchem diese Assimilationsorgane in größerer Zahl zweckmäßig angeordnet sind und durch welchen die Assimilationsprodukte sowohl aufwärts wie abwärts fortgeleitet werden, während zugleich von den Wurzeln her durch dieselbe Sprossaxe den Blättern Wasser und Nahrungsstoffe zugeführt werden. Der Gesammtbau einer höheren Pflanze wird erst dann verständlich, wenn man diese Beziehungen im Auge behält.



Fig. 30. Oberes Ende der Sprossaxe von Hippuris vulgaris, nach Entfernung der umhüllenden älteren Blätter. Man sieht oben den nackten Vegetationspunkt, aus welchem die tiefer unten sichtbaren jungen Blätter entspringen; vergrößert.



Fig. 31. Längsschnitt durch die Scheitelregion eines aufrechten Sprosses von *Hippuris vulgaris*. *s* der Stammscheitel, *b*, *b*, *b* die Blätter (in Quirlen stehend); *k*, *k* deren Axelknospen, die sich sämmtlich als Blüthen ausbilden; *g g* die ersten Gefäße; die dunklen Partieen des Gewebes bedeuten die innere Rinde mit ihren Intercellularräumen.

Die Zusammengehörigkeit der Blätter mit ihren Sprossaxen macht sich besonders deutlich bemerkbar am Vegetationspunkt der Sprosse, wo leicht zu erkennen ist, dass die Blätter im Grunde nur Ausstülpungen der Substanz der Sprossaxe selbst sind: äußere und innere Gewebeschichten derselben wuchern in Form von Protuberanzen hervor, deren Gewebe von vorn herein und für die ganze Lebensdauer des Blattes in vollkommener Continuität mit den Gewebesystemen der Sprossaxe sich befindet. Eine Wurzel ist mit ihrer Mutterwurzel oder mit dem Stamm, aus welchem sie entspringt wie etwas Fremdartiges verbunden, wie ein Parasit, der erst seine Verbindung mit dem Mutterorgan suchen muss. Ganz anders verhalten sich die Blätter zur Sprossaxe: die Epidermis der letzteren läuft auf das Blatt hinüber, ohne sichtliche Unterbrechung, das Rindengewebe beider ist ebenfalls in voller Continuität und, abgesehen von einigen wenigen Fällen, sind sogar die Ge-

fäßbündel des Stammes oder der Sprossaxe weiter nichts als die unteren Enden derselben Gefäßbündel, welche oben in die Blätter hinausbiegen und in diesen die sogenannte Nervatur erzeugen. Ihrer ursprünglichen Anlage nach hat die Sprossaxe sogar gewöhnlich gar keine eigene Oberfläche, weil die Blätter so dicht übereinander am Vegetationspunkt hervorsprossen, dass eine freie Oberfläche der Sprossaxe überhaupt gar nicht übrig bleibt. Ist das Längenwachsthum der letzteren sehr gering, so hat auch die fertig ausgebildete Sprossaxe keine freie Oberfläche, sie ist ganz und gar mit Blättern bedeckt wie z. B. bei unserem Waldfarn, dem Aspidium filix mas und bei solchen Stämmen von Phanerogamen, welche ihre Blätter in sogenannten Wurzelrosetten tragen, und in vielen anderen Fällen. Aber selbst wo ein stärkeres Längenwachsthum der Sprosse eintritt, kann die Basis der Blätter in der Art mitwachsen, dass dennoch die ganze Oberfläche der Sprossaxe mit Blattsubstanz überzogen ist, was besonders bei sehr kleinen Blättern geschieht, z. B. bei den Selaginellen und bei vielen Cupressineen, z. B. Thuja.

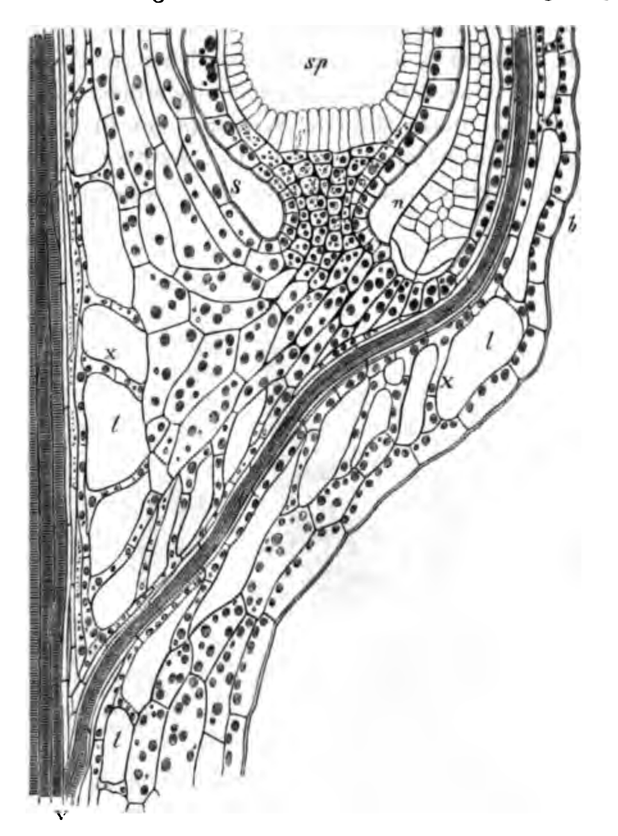


Fig. 32. Selaginella inaequalifolia: Längsschnitt durch die rechte Seite der Aehrenspindel *s*, der Blattbasis *b*, der Ligula *n* und des Sporangiums *sp*; *v* Vereinigungsstelle der Stränge des Stammes und des Blattes, *l* luftführende Intercellularräume, *x* querliegende Zellreihen in diesen (120).

Bei ganz typischer Entwicklung eines Sprosses erfolgt aber das Wachsthum der Sprossaxen in der Weise, dass die anfangs dicht zusammengedrängten Blattbasen auseinander geschoben werden, indem sich zwischen je zwei übereinander stehende Blätter des Vegetationspunktes ein Stück Sprossaxe gewissermaßen einschiebt und dann eine mehr oder minder große Länge erreicht. Ein solches Axenstück wird dann als Internodium oder Interfoliartheil der Sprossaxe bezeichnet. Nur unter den Gefäßkryptogamen sind einzelne Fälle bekannt (Sal-

viniaceen), wo gleich bei der Anlage der Blätter am Vegetationspunkt solche Interfoliartheile mit freien Oberflächen der Axe vorhanden sind. Eine der

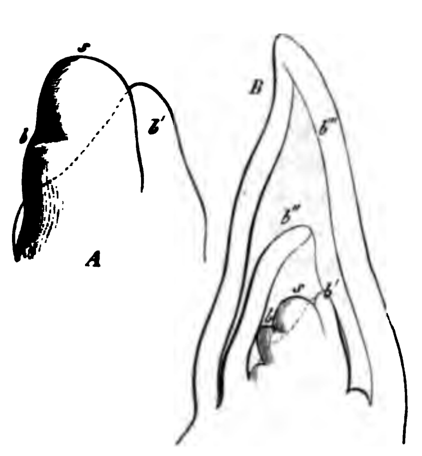


Fig. 33. Scheitelregionen zweier Hauptsprosse von *Zea Mais*. Scheitel des sehr kleinzelligen Vegetationspunktes, aus welchem die Blätter *b*, *b'*, *b''*, *b'''* als vielzellige Protuberanzen hervortreten, die bald den Stamm umfassen und tütenförmig ihn und die jüngeren Blätter einhüllen. In der Axel des drittjüngsten Blattes *b'* ist die jüngste Zweiganlage als rundliche Protuberanz sichtbar (vergl. Fig. 5.).

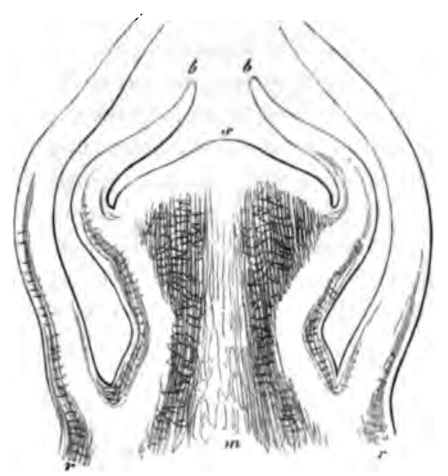


Fig. 34. Längsschnitt der Scheitelregion des Hauptstammes von Helianthus annuus, unmittelbar vor der Blüthenbildung: *s* der Scheitel des breiten Vegetationspunktes, *b*, *b* jüngste Blätter; *r* Rinde; *m* Mark.

auffallendsten Erscheinungen an den Sprossen, nämlich die Stellung der Blätter an ihrer Axe, lässt sich z. Th. ursächlich erklären aus der Thatsache, dass die jüngsten Blätter am Vegetationspunkt, wie erwähnt, so dicht über und nebeneinander entstehen, dass dadurch die ganze Oberfläche der Sprossaxe gedeckt ist, so dass mit dem Wachsthum der Blätter nothwendig gegenseitiger Druck eintreten muss.

Aber noch eine andere und viel auffallendere Erscheinung wird durch die dichte Stellung der jüngsten Blätter am Ende der Sprossaxe in Verbindung mit einer zweiten Thatsache, nämlich dem viel rascheren Wachsthum der Blätter gegenüber der Streckung der Sprossaxe erzielt. Dies ist die Bildung der Knospen. Mit diesem Wort bezeichnen wir ganz allgemein den Jugendzustand eines Sprosses und zwar in dem Sinne, dass entweder

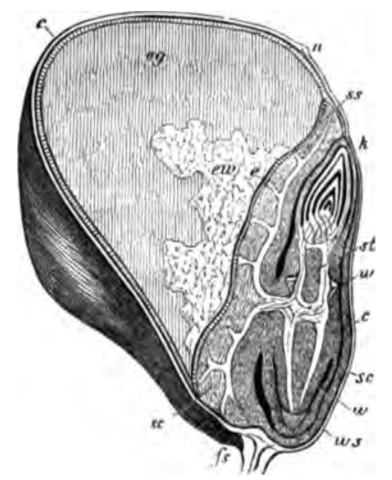


Fig. 35. Längsschnitt der Frucht von *Zea Mais*, ungefähr 6 mal vergr. *c* Fruchtschale, *n* Ansatz der Narbe, *fs* Basis der Frucht, *eg* gelblicher fester Theil des Endosperms, *ew* weisser, lockerer Theil desselben; — *sc* Scutellum des Keimes, *ss* Spitze desselben, *e* dessen Epithel; *k* Keimknospe, *w* (unten) die Hauptwurzel, *ws* deren Wurzelscheide; *w* (oben) Nebenwurzeln aus dem ersten Internodium des Keimstengels *st* entspringend (vergl. Fig. 27.).

der ganze junge Spross eine Knospe ist oder der jugendliche Theil eines schon weiter entwickelten Sprosses am freien Ende desselben. Kurz gesagt ist die Knospe der von seinen Blättern umgebene Vegetationspunkt eines Sprosses. Von Knospen kann also nur bei blattbildenden Sprossen die Rede sein; ihnen stehen die nackten Vegetationspunkte der blattlosen Sprosse der Algen und Pilze gegenüber, auf die ich später zurückkomme.

Die Entwicklung jedes neuen Pflanzenindividuums beginnt mit der Entstehung eines jungen Sprosses; bei blattbildenden Pflanzen also mit Knospenbildung. So entsteht auch am Embryo der Gefäßpflanzen, sobald überhaupt Organe an demselben kenntlich werden, eine Knospe (die Keimknospe) und ebenso besteht die Entwicklung eines jeden neuen Sprosses, nachdem ein Vegetationspunkt sich gebildet hat, darin, dass eine Knospe angelegt wird, die nun sofort oder erst später weiter auswächst. Indem der Vegetationspunkt selbst ebenso wie die jüngsten Theile der Sprossaxe, an denen bereits Blätter sitzen, nur sehr langsam in die Länge wachsen, ist dagegen das Wachsthum der jungen Blätter viel kräftiger: indem jedes weiter vom Vegetationspunkt zurückliegende ältere Blatt einen Vorsprung vor allen jüngeren besitzt und indem zugleich jedes ältere Blatt nach innen concav gewölbt die jüngeren mehr oder weniger umfasst, so dass Blatt auf Blatt liegend ein zwiebelartiger Körper entsteht, ist der junge Spross nunmehr angelegt. Entfaltet sich derselbe jetzt weiter, so geschieht es dadurch, dass die Blätter ihrer Altersfolge entsprechend sich strecken, ihre völlige Ausbildung erreichen und sich nach außen schlagen, indem zugleich die entsprechenden Glieder der Sprossaxe sich weiter ausbilden. Zuweilen besteht die Knospe nur aus einigen wenigen jüngsten Blättern, wie bei den Klettersprossen des Epheus; in anderen Fällen dagegen befinden sich Dutzende von Blättern und Internodien im Knospenzustand. Wird die Vegetationsperiode durch den Winter unterbrochen, so kann die Knospe einfach ihre bisherige Form behalten, indem eben die weitere Ausbildung der Theile unterbleibt, bis bei günstigem Wetter die älteren Knospentheile wieder zu wachsen beginnen und am Vegetationspunkt neue angelegt werden: so z. B. bei unserer sogenannten Akazie (Robinia pseudacazia) und dem Lebensbaum (Thuja). Bei der Mehrzahl der Bäume und Sträucher jedoch werden besonders organisirte Winterknospen gebildet, welche am Ende oder an der Seite

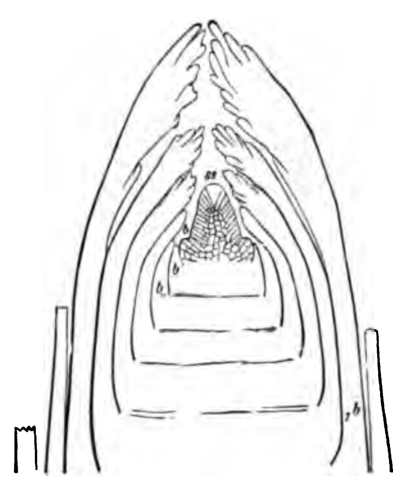


Fig. 36. Längsschnitt durch die Scheitelregion einer Knospe von Equisetum arvense. — *ss* die Scheitelzelle, *b* — *b₇* die scheidenförmigen Blätter (vergr.).

der Zweige wie besondere Organe ansitzen. Soll am Ende eines Laubsprosses z. B. einer Tanne, Eiche, Rosskastanie u. s. w. eine Winterknospe gebildet werden, so unterbleibt plötzlich die Ausbildung der Laubblätter und eine Anzahl der entsprechenden Blattanlagen nimmt die Form von Schuppen an, welche die jüngeren Theile fest umhüllen und oft mit Harz oder Balsam verklebt sind. Sehr gewöhnlich sind es die Seitensprosse der Holzpflanzen, welche gleich bei ihrer Entstehung die Form von Winterknospen annehmen, also mit der Bildung von Schuppenblättern beginnen. In besonders exquisiten Fällen, wie bei der Tanne und Fichte, ist das von den Knospenschuppen



Fig. 37. Medianer Längsschnitt durch eine kleine Winterknospe der Edeltanne (Abies pectinata); *ss* die schuppenförmigen Hüllblätter, welche aus einem napfartigen Auswuchs der Rinde *vr* des vorjährigen Theiles der Sprossaxe entspringen; *x* Mark des neuen embryonalen Sprosses, *v* dessen Vegetationspunkt (vergr.).

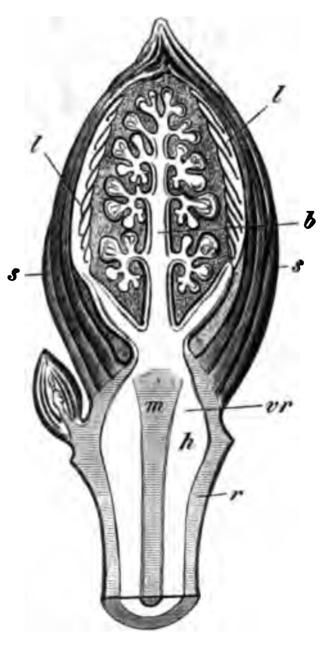


Fig. 38. Medianer Längsschnitt durch eine kräftige Winterknospe der Rosskastanie (Aesculus hippocastanum). — *m*, *h*, *r* Mark, Holz, Rinde des vorjährigen Theiles der Sprossaxe (*vr*); *ss* Knospenschuppen; *ll* die jungen Laubblätter; in der Mitte die junge Blüthenrispe; der punktirte Raum ist mit Wollhaaren ausgefüllt.

umhüllte Sprossende, welches sich in der nächsten Vegetationsperiode zum Laubspross ausbildet, noch in ganz embryonalem Zustand vorhanden. In anderen Fällen dagegen, wie bei der Rosskastanie und unseren Obstbäumen, findet man schon im Herbst innerhalb der Winterknospe nicht nur das Ende des jungen Sprosses, sondern ein Verzweigungssystem mit Blüthenknospen und mehr oder minder ausgebildeten Laubblättern und dies alles schon soweit vorgebildet, dass die ersten warmen Tage des Frühjahrs hinreichen, diese Theile zu voller Entfaltung zu bringen, nachdem die Knospenschuppen sich geöffnet haben.

Bei nicht verholzten Pflanzen kommt es nicht selten vor, dass alle in einer Vegetationsperiode erzeugten Organe, Wurzeln, Sprosse, Blüthen vollkommen verschwinden und dass nur einzelne Knospen mit oder ohne umhüllende Schuppen übrig bleiben, um den Winter zu überdauern und im nächsten Frühjahr sich entfaltend und neue Wurzeln bildend ein neues vorübergehendes Pflanzenindividuum darzustellen. So ist es z. B. bei manchen

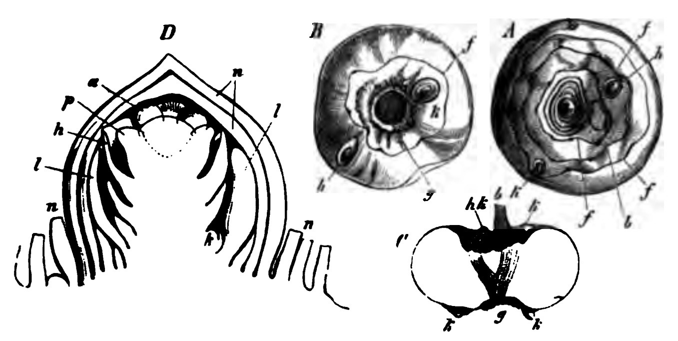


Fig. 39. Crocus vernus; *A* der knollenförmige Stamm von oben gesehen, *B* von unten, *C* von der Seite im Längsschnitt; man sieht die kreisförmig geschlossenen Insertionslinien der Niederblätter *f f f*, und die zu diesen Blättern gehörigen Axillarknoten *k k*; *b* die Basis des abgestorbenen Laub- und Blüthenstengels, neben ihm *hk* (in *C*) die Ersatzknospe, aus der eine neue Knolle und ein neuer Blüthenstengel entsteht. — *D* Längsschnitt durch diese Ersatzknospe; *nn* deren Niederblätter, *l* Laubblätter, *h* Hochblatt, *p* Perigon, *a* die Antheren der Blüthe; *k* eine Knospe in der Axel eines Laubblattes.

Wasserpflanzen, wie Aldrovanda vesiculosa und Utricularia, und manchen Landpflanzen, wo die übrigbleibende Knospe mit einem Reservestoffbehälter verbunden, eine keimfähige Knolle darstellt, wie bei unseren Ophrysarten, bei dem Pfeilkraut (Sagittaria), Crocus vernus, bei Ficaria ranunculoides u. a. Im Grunde sind auch die Zwiebeln nur eigenthümlich ausgebildete Dauerknospen, deren äußere Blätter dick angeschwollen und mit Reservestoffen erfüllt die Substanzen enthalten, welche zur Ausbildung der jungen Sprossanlage im Inneren der Zwiebel bei beginnender Vegetationsperiode benutzt werden. Man braucht nur eine gewöhnliche Küchenzwiebel (Allium Cepa) oder eine Hyacinthen- oder Tulpenzwiebel im Herbst oder Winter der Länge nach durchzuschneiden, um den Sachverhalt ohne Weiteres zu erkennen.

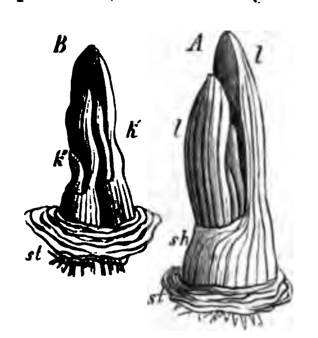


Fig. 40. Allium Cepa: Knospe im Inneren der Zwiebel, nach Wegnahme der Zwiebelschalen; *st* der breite kurze Stammtheil (Zwiebelkuchen), an dem die Zwiebelschalen inserirt sind; *A* zeigt bei *l* die Lamina, bei *sh* die noch kurze Scheide der Laubblätter; bei *B* sind die äußeren Blätter von *A* weggenommen, es kommt neben der Endknospe *k'* noch eine Axillarknospe *k''* zum Vorschein.

Gehen wir nun näher auf die Organisation der Sprosse ein, so ist es besser, die Sprossaxe und die Blätter gesondert zu betrachten. Es wird Niemandem einfallen, die Organisation der Blätter mit der der Wurzel vergleichen zu wollen; wohl aber kann man einen solchen Vergleich zwischen

Wurzel und Sprossaxe verlangen, insofern die typische Form der letzteren, ihre cylindrische oder prismatische Gestalt zu einer Vergleichung herausfordert. Trotz dieser äußerlichen Ähnlichkeit ist aber die Organisation der

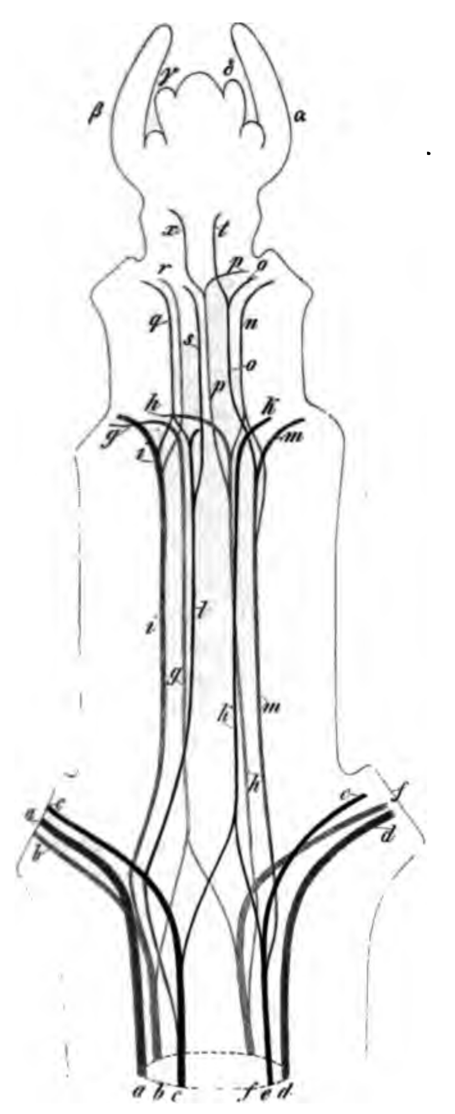


Fig. 41. Clematis viticella nach Nägeli. — Sprossende durchsichtig gemacht, den Verlauf der Gefäßbündel (Blattspuren) zeigend, die oben in die (weggenommenen) Blätter ausbiegen.

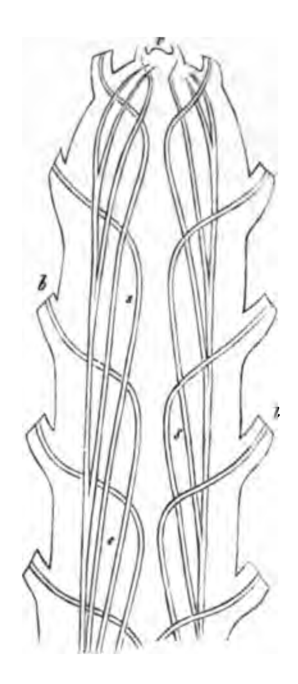


Fig. 42. Verlauf der Gefäßbündel in einem Monocotylenspross vom Palmentypus; r Vegetationspunkt, ss Sprossaxe, bb Blattbasen (nach Falkenberg).

Laubsprossaxen von der der Wurzeln ganz auffallend verschieden. Besitzt die fertige Sprossaxe, was ja der gewöhnliche Fall ist, Interfoliartheile, so sind dieselben gewöhnlich mit einer kräftig entwickelten Epidermis be-

kleidet, die ihrerseits von einer Cuticula überzogen und von Spaltöffnungen durchbohrt ist. Auch Haare verschiedenster Form, Stachelhaare, Wollhaare und Haardrüsen sind ganz gewöhnliche Anhängsel. Sind die typischen Laubsprosse dazu bestimmt, mehrere oder viele Jahre auszudauern, so wird ihre Epidermis eher oder später durch eine gleichmäßige Korkschicht, ein sogenanntes Periderma, ersetzt, welches die Hauptfunktion der Epidermis, nämlich die Verhinderung des Wasserverlustes durch Verdunstung, vollkommener als die Epidermis selbst durchführt.

Im Inneren bestehen die jungen Laubsprossaxen aus einer Grundlage von saftigem, parenchymatischem Gewebe, in welchem einige oder sehr viele Gefäßbündel, oft auch Sklerenchym-Stränge verlaufen. Während bei den Wurzeln die Gefäßbündel in einem einzigen axilen, von der parenchymatischen Wurzelrinde umhüllten Strange vereinigt sind, verlaufen dagegen die Gefäßbündel der Sprossaxe wenigstens ursprünglich als isolirte Fäden, deren obere Enden in die Blätter hinausbiegen, während ihre unteren Enden an die mittleren Theile der vorausgehenden Bündel sich ansetzen. Nur in selteneren Fällen, z. B. bei manchen Wasserpflanzen (Hippuris) und einigen Kryptogamen (Marsilia, Pilularia) u. a. wird die Sprossaxe von einem axilen Gefäßbündelstrange durchlaufen, einem sogenannten stammeigenen Strange, an welchen die Stränge der Blätter sich ansetzen. Im Gegensatz zu den Wurzeln ist also jedes einzelne Gefäßbündel der Sprossaxe von parenchymatischem Grundgewebe umgeben. Wenn die Sprossaxen jedoch später echtes Holz bilden, was im Grunde nur bei den Coniferen und Dicotyledonen eintritt, dann entsteht eine sogenannte Cambiumschicht, welche zum Theil in den Gefäßbündeln, zum Theil zwischen denselben im Parenchym sich bildet und aus welcher nunmehr nach innen hin echtes Holzgewebe, nach außen sogenannte secundäre Rinde erzeugt wird. Auf diese Weise werden die ursprünglich zarten Sprossaxen der genannten Pflanzen in feste, dauerbare, holzige Stämme und Äste umgebildet, von denen später die Blätter abfallen und die nunmehr nur noch als Träger der jeweilig vorhandenen Sprosse dienen. Bei den Palmen und Farnstämmen findet eine solche nachträgliche, durch ein Cambium vermittelte Holz- und Rindenbildung nicht statt. Bei ihnen ist die Sprossaxe gleich von vornherein so dick und so reichlich mit Bündeln und Schichten von elastischen Fasern durchzogen, dass sie im Stande ist, bei fortschreitender Verlängerung des Stammes die Last der am Gipfel entstehenden Blätter zu tragen. Es würde uns hier viel zu weit führen, auf die anatomischen, äußerst mannigfaltigen Organisationsverhältnisse der Sprossaxen näher einzugehen; Hauptsache ist für unsere physiologischen Betrachtungen, dass sie als Träger der Blätter und später ganzer, oft mächtiger Sprossverzweigungen nicht nur die nöthige Festigkeit besitzen müssen, welche durch echtes Holz oder durch zahlreiche Bündel elastischer Fasern erzielt wird; sondern es muss auch dafür gesorgt sein, dass das in den verholzten Theilen aufsteigende, von den Wurzeln

aufgenommene Wasser auf seinem Wege durch den Stamm und die Sprossaxen nicht verdunstet, was an jüngeren Sprossen durch die Epidermis, an älteren durch das Korkperiderma, an den ältesten durch die feste Borke hinlänglich erzielt wird. Eine andere Aufgabe der Sprossaxen endlich ist es, die von den Laubblätter assimilirte Substanz einerseits den Wurzeln, andererseits den Sprossknospen zuzuführen, was zum Theil durch den sogenannten Siebtheil (Weichbast) der Gefäßbündel, resp. der secundären Rinde, zum Theil durch das parenchymatische Grundgewebe vermittelt wird.

Wenn sich der Formenreichthum der Sprossaxen vorwiegend in ihrer anatomischen Struktur, in ihrer Holz- und Rindenbildung geltend macht, so ist es dagegen bei den Blättern der Laubsprosse vorwiegend die äußere

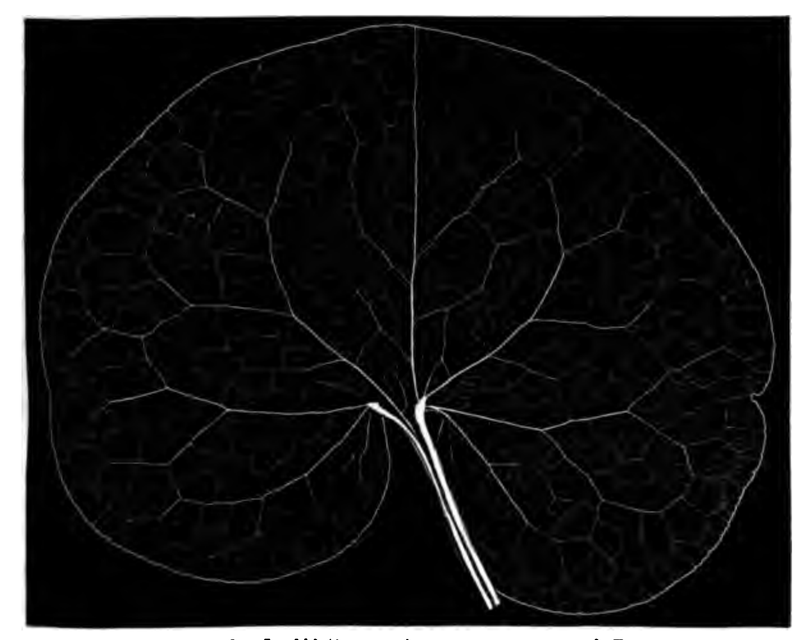


Fig. 43. Nervatur des Laubblattes von Asarum europaeum, nach ETTINGSHAUSEN.

Gestalt, durch welche sie in einer geradezu imponirenden Mannigfaltigkeit den ungebundenen Gestaltungstrieb der vegetabilischen Substanz zur Anschauung bringen. Den Hörern dieser Vorlesungen darf ich wohl zumuthen, dass ihnen die gewöhnlicheren, äußeren Formen der Laubblätter einigermaßen geläufig sind; dass Sie die Hauptgliederung derselben in Blattfläche, Blattstiel und Blattscheide kennen; dass Ihnen die Bezeichnung »Nebenblätter (stipulae)«, ferner die Bezeichnungen »ganze, getheilte, gelappte, gefiederte, zusammengesetzte Blätter« u. s. w. nicht ganz fremd sind. Dagegen entspricht es der Hauptaufgabe dieser Vorträge, auf einige andere Punkte in der Organisation der Laubblätter unsere Aufmerksamkeit zu lenken.

Der physiologisch wesentliche Theil jedes Laubblattes ist die Blattspreite (Lamina), eine aus mehreren Gewebeschichten bestehende, aber im typischen Fall immer sehr dünne, einige Zehntel Millimeter dicke Lamelle, in welcher die chlorophyllhaltigen Zellen, das sogenannte Mesophyll, die Hauptrolle spielen. Auf die Thätigkeit dieser chlorophyllhaltigen Schicht kommt es bei der Struktur der Laubblätter an.

Alle übrigen Einrichtungen an einem Laubblatt verfolgen nun den Zweck, diese sehr dünne Gewebeschicht flach ausgebreitet dem Licht darzubieten, die allzurasche Verdunstung des Wassers aus derselben zu mäßigen und nach Bedarf zu reguliren, den Zustrom neuer assimilirbarer Stoffe zu den chlorophyllhaltigen Zellen zu vermitteln und den Abfluss der Assimilationsprodukte nach der Sprossaxe hin zu ermöglichen, sowie endlich diese dünnen Gewebelamellen vor dem Zerreißen unter dem Einfluss des Windes zu schützen. Alle Organisationsverhältnisse der Laubblätter werden unter diesem Gesichtspunkt begreiflich.

Die Epidermis der Laubblätter ist die vollkommenst organisirte, die überhaupt an Pflanzen gefunden wird. Sie umhüllt als Epidermis der oberen und unteren Seite die dünne Lamelle des chlorophyllhaltigen Gewebes: sie schützt dasselbe durch ihre Elasticität und Festigkeit; ihre kräftig ausgebildete Cuticula hindert ein zu rasches Verdunsten des dem Mesophyll zuströmenden Wassers; ihre zahllosen Spaltöffnungen, deren Spalten sich je nach Bedürfniss erweitern oder schließen, gestatten dem in den Intercellularräumen des Mesophylls entstandenen Wasserdampf einen nach Bedürfniss geregelten Abfluss in die Atmosphäre hinaus und erleichtern zugleich den Eintritt der Kohlensäure und nach Zersetzung derselben den Austritt des Sauerstoffgases. Behaarungen der mannigfaltigsten Art, Stachelhaare, Brennhaare, Wollhaare, Drüsenhaare, schützen die Laubblätter gegen allzu intensives Sonnenlicht, gegen zu starke Abkühlung, gegen zahlreiche Angriffe von Insekten u. s. w. u. s. w., je nach den biologischen Verhältnissen der betreffenden Pflanze. Von ganz besonderem Interesse für die Funktion der Laubblätter und somit für die Existenz der ganzen Pflanze ist die sogenannte Nervatur. Das Wesentliche an derselben sind die Gefäßbündel, welche aus der Sprossaxe in die Blattbasis einbiegend, den Blattstiel, wenn er vorhanden ist, durchsetzend in der Blattfläche oder Spreite sich verzweigen. Es kommt nun ganz und gar auf die Natur der Laubblätter an, welche Form und Wichtigkeit ihre Nervatur gewinnen soll. In erster Linie nämlich haben die Gefäßbündel der Blattnervatur die Aufgabe, das mit Nährstoffen beladene Wasser dem assimilirenden Mesophyll zuzuführen und einen Theil der Assimilationsprodukte in die Sprossaxe zurückzuleiten. Sind nun die Blätter klein, schon durch ihre Epidermis hinreichend steif, so verlaufen die Gefäßbündel innerhalb des Mesophylls, um die genannten Aufgaben zu erfüllen und äußerlich ist von der Nervatur nichts oder wenig zu bemerken. Dieselbe tritt aber um so kräftiger hervor, je größer die Blatt-

fläche bei geringer Dicke des Blattgewebes wird. In diesem Falle nämlich kommt es nicht mehr bloss auf die Zuleitung von Wasser und die Wegführung der Assimilationsprodukte an, wie bei kleinen, dicken und steifen Blättern; eine Hauptaufgabe der Nervatur wird es jetzt vielmehr, die dünne

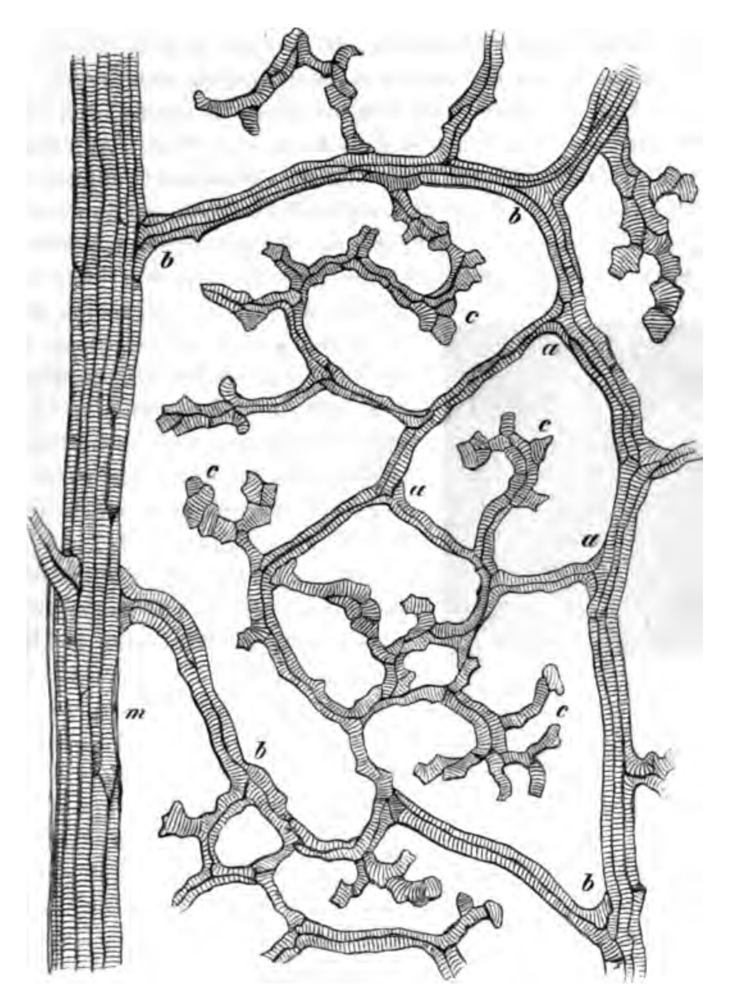


Fig. 41. Einige Maschen aus der Nervatur des Blattes von Anthyllis vulneraria; *m* der Mittelnerv, *b b* von ihm ausstrahlende querläufige Nerven; *a a a* eine geschlossene Masche; *c c* Endigungen der feinsten Nerven. — Die Figur zeigt nur die Spiralfaserzellen der Nerven, neben denen die Siebtheile der Gefäßbündel hinlaufen; die Maschen sind mit dem parenchymatischen Mesophyll erfüllt (stark vergr.).

Blattlamelle ausgespannt flach zu erhalten, ähnlich wie die Speichen eines Regenschirms den dünnen Überzug desselben straff ausspannen. Diese rein mechanische Aufgabe fällt vorwiegend dem Mittelnerven und seinen kräftigeren Auszweigungen in der Blattfläche zu: die entsprechenden Gefäßbündelverläufe umgeben sich mit mehr oder minder dicken Schichten

saftigen und straff gespannten Parenchyms, deren Epidermis noch durch elastisches Gewebe unterstützt wird. Diese sogenannten Hauptnerven der Blätter springen besonders auf der Unterseite als kräftige Rippen hervor; ihre Biegungsfestigkeit, auf welche es ja vorwiegend ankommt, gewinnen sie durch starke Gewebespannung zwischen saftigem Parenchym und Epidermis. Durch ihr Längenwachsthum streben sie, größere lineare Dimensionen zu gewinnen, als die zwischen ihnen ausgespannte, dünne Lamelle des Blattgewebes, sie halten das letztere daher in straffer Dehnung ganz ähnlich wie die Speichen eines Regenschirms den Stoff. Aus diesen auf der Unterseite vorspringenden, mechanisch wirksamen Hauptnerven des Laubblattes entspringen ferner als seitliche Verzweigungen dünnere Gefäßbündel, durch welche die Zwischenräume der Hauptnerven so verbunden werden, dass die Blattlamelle in eine größere Zahl von kleineren und kleinsten Feldern oder Areolen abgetheilt wird und aus diesen Anastomosen endlich entspringen bei den hochorganisirten, aber dünnen Laubblättern der Dicotylen Auszweigungen von Gefäßbündeln, welche innerhalb der kleinsten Areolen der Nervatur sich verzweigen und endlich blind endigen (Fig. 44).

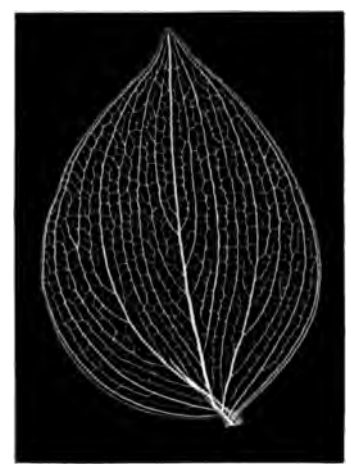


Fig. 45. Nervatur des blattförmigen Sprosses von Ruscus hypoglossum, einer Monocotyle (nach Ettingshausen).

Die Nervatur der dünnen und größeren Laubblätter also hat zwei Hauptfunktionen: zunächst eine mechanische mit der Aufgabe, die dünne Blattlamelle straff und flach gespannt zu erhalten und ferner die Aufgabe, den Ernährungsprocess im Blatt zu unterstützen, indem die dünneren und dünnsten Verzweigungen der Nervatur das Blatt in der Weise durchziehen, wie etwa die kleineren Gräben einer kunstgerecht angelegten Rieselwiese das Terrain nach allen Richtungen hin durchlaufen, um Wasser zu- und abzuführen. Selbst in großen Laubblättern ist der Raum von Nervenendigungen so dicht durchzogen, dass jedes Quadratmillimeter des Mesophylls noch seine Zu- und Abflusskanäle besitzt, die sämmtlich in die Hauptnerven des Blattes und durch diese in den Stiel oder in die Sprossaxe einmünden.

Bei den gewöhnlichen, sehr dünnen Laubblättern hat aber die mechanische Nervatur außer der Spannung der grünen Lamelle noch eine zweite, rein mechanische Aufgabe zu erfüllen, nämlich die, das Blatt vor dem Zerreißen zu schützen. Nicht bei allen Laubblättern ist diese Aufgabe genügend gelöst: die großen, zum Theil riesengroßen Blätter der Bananen (Musa), Strelitzien, Ravenala u. a. sind mit einer so unzweckmäßigen Nervatur ver-

schen, dass sie nicht nur in unserem rauhen Klima, sondern auch in ihrer milderen Heimath durch die Luftströmungen regelmäßig so zerrissen werden, dass die 3—6 m lange und $^5/_{10}$—1 m breite Blattfläche regelmäßig in eine Anzahl von Lappen und Fetzen zerschlitzt, welche nur noch durch die gewaltige Mittelrippe zusammengehalten werden; von dieser aus strahlen nämlich zahllose Seitennerven zwar dicht nebeneinander, aber parallel und rechtwinklig abbiegend direkt nach dem Rande des großen Blattes hin, um dort ohne genügende Verbindung zu endigen. Wenn nun der Wind die große Blattfläche peitscht, so reißt sie, wie eine nichtgesäumte Flagge vom Rande her ein, und die Risse gehen parallel den Seitennerven bis zur Mittelrippe hin. Die große Mehrzahl der Laubblätter dagegen und gerade die sehr dünnen sind in merkwürdig zweckmäßiger Weise durch die Art ihres Nervenverlaufes gegen die sogenannte scheerende Wirkung des Windes, d. h. gegen das Einreißen vom Rande her, geschützt. Zunächst ist in dieser Beziehung zu beachten, dass an den Blatträndern die Epidermis gewöhnlich eine namhafte Verstärkung erfährt, dass zumal die Cuticula und etwaige elastische Fasern am Blattrande gewöhnlich eine dickere, oft sehr feste Leiste bilden. Verstärkt wird nun aber die Resistenz gegen das Einreißen durch den Verlauf der Blattrippen in der Nähe des Blattrandes. Ohne uns in ein allzugroßes Detail oder in eine erschöpfende Systematik aller vorkommenden Fälle einlassen zu wollen, ist der Gegenstand doch interessant genug, um wenigstens eine Reihe der wichtigsten Fälle hervorzuheben. Ich beginne dabei mit den vollkommensten mir bekannten Einrichtungen, die wir bei den großen, dünnen und ganzrandigen Blättern der dicotylen Pflanzen vorfinden.

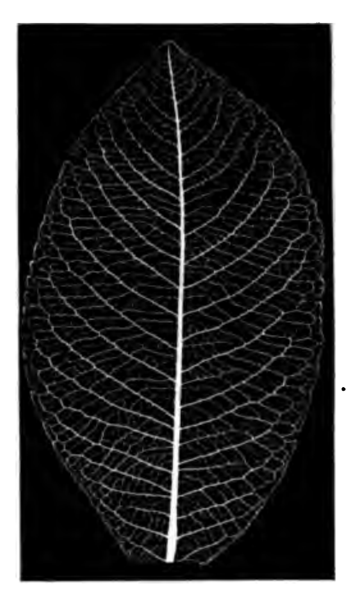


Fig. 46. Nervatur des Blattes von Salix grandifolia (nach ETTINGSHAUSEN).

Der gewöhnlichste Fall scheint der zu sein, dass von der starken Mittelrippe des Blattes ausgehend die nach rechts und links alternirend ausstrahlenden primären Seitenrippen unter einem gegen die Spitze des Blattes hin spitzen Winkel nach vorn und randwärts verlaufen, um schließlich in einem gegen den Blattrand convexen Bogen an die nächstvordere Rippe sich anzusetzen. Es entsteht so eine Reihe von Gewölben, welche unmittelbar innerhalb des Blattrandes hinläuft (Ficus acuminata, religiosa); vergleicht man den Blattrand etwa mit einer Brücke, so erscheinen die Seitenrippen mit ihren bogenförmigen Randverbindungen wie die Pfeiler mit ihren Wöl-

bungen. Bei sehr großen und zarten Blättern wird diese Einrichtung dadurch verstärkt, dass ein zweites System von kleineren, nach außen convexen Bogen sich bildet, deren Pfeiler auf den primären Seitenrippen ruhen, oder es kommt sogar noch ein drittes System noch kleinerer Pfeilerbogen mit randwärts liegender Convexität zum Vorschein: der Blattrand ist dann vergleichbar einem aus zwei oder drei Bogenetagen aufgebauten Eisenbahnviadukt, eine Vergleichung, die keineswegs eine blos äußerliche oder formale ist, sondern die Sache selbst vollständig bezeichnet; denn die eben beschriebene, mechanische Einrichtung der Nervatur hat einen ähnlichen mechanischen Sinn wie die Bogenpfeiler einer Brücke. Vollkommen deutlich und klar findet man dieses doppelte oder dreifache Bogensystem an den Laubblättern des Tabaks, der Catalpa, des Tulpenbaumes, weniger deutlich an denen der Rhabarber, sowie bei Asarum Fig. 43 und Salix grandifolia Fig. 46; ganz besonders schön ist diese Einrichtung an den einzelnen Blättchen des Wallnussbaumes zu erkennen, ebenso an den großen, auf der Wasseroberfläche schwimmenden Blättern von Nymphaea alba, bei welcher Gelegenheit ausdrücklich zu bemerken ist, dass die auf oder im Wasser schwimmenden Blätter gegen den Wellenschlag desselben in derselben Weise vor dem Zerreißen gesichert sein müssen, wie die Luftblätter gegen den Wind.

Bei den großen, dünnen Blättern der Dicotylen findet man aber außer der genannten Einrichtung eines ein-, zwei- oder dreifachen Bogensystems unter dem Rande auch eine ganz andere Form des Rippenverlaufes: die von der Hauptrippe ausstrahlenden Seitenrippen nämlich verlaufen geradeaus direkt an den Rand und endigen an demselben; aus ihnen entspringen secundäre und tertiäre Seitenrippen, die sich ganz ebenso verhalten, so dass der Blattrand von einer sehr großen Zahl in ihn einmündender, vom Inneren der Blattfläche herkommenden Rippen getroffen wird, die unterhalb des Blattrandes von schwachen Querverbindungen gehalten werden. Es leuchtet ein, dass diese Einrichtung für die Festigkeit des Blattrandes geringere Garantien darbietet als die oben beschriebene. Trotzdem ist sie häufig genug sehr deutlich ausgebildet z. B. an den Laubblättern des gemeinen Kürbis, des Flaschenkürbis, an denen von Corylus colurna und maxima und an den schwimmenden Wasserblättern von Euryale ferox. Reiner und klarer macht sich diese Form der Nervatur bei sehr vielen Farnen mit dichotomisch (gabelig) verzweigten Rippen geltend (Scolopendrium, Aspidium spinulosum, Osmunda regalis u. s. w.). Gemischte Systeme nach beiden bisher genannten Principien sind ebenfalls häufig zu beobachten.

Eine viel seltenere Form des Rippenverlaufes zum Schutz gegen das Einreißen finden wir bei den prachtvollen, großen Blättern des Cyanophyllum formosum und ebenso bei einer monocotylen Pflanze, dem Smilax sarsaparilla. In der lanzettförmigen Lamina verläuft zunächst dicht neben dem rechten und linken Rande von der Basis der Mittelrippe ausgehend je eine

dünne Rippe, welche sich an der Blattspitze wieder mit der Mittelrippe vereinigt. Weiter entfernt vom rechten und linken Blattrand läuft dann je eine kräftige Rippe ebenfalls von der Basis der Mittelrippe entspringend zur Spitze derselben hin. Von der Mittelrippe ausgehend laufen zahlreiche, rechts und links ausstrahlende Rippen durch die Blattfläche quer bis zu den beiden letztgenannten, ebenso von diesen zu den randläufigen Rippen hinüber und außerdem sind die so entstehenden Felder der Blattflächen von zahllosen Wasseradern netzartig durchsetzt. Diese auch sonst zuweilen bei Dicotylen vorkommende Nervatur leitet uns hinüber zu der Mehrzahl der breiten monocotylen Blätter, z. B. zu Potamogeton natans, Alisma plantago, Majantemum bifolium, Convallaria latifolia u. a., wo von der Basis der Mittelrippe ausgehend zwei, drei, vier oder mehr Seitenrippen entspringen, welche bogenförmig ungefähr parallel mit dem Blattrand nach der Blattspitze hinlaufen. Schwächere Quernerven theilen dann oft die so entstandenen Längsstreifen der Lamina in kleinere Felder. Bei der gewöhnlichsten Form der monocotylen Blätter dagegen, wo die Lamina ein langes, schmales Band darstellt, wie bei den Gräsern, Lilien und Dracaenen läuft eine Anzahl schwacher Rippen parallel mit dem Blattrand und der Mittelrippe nach der Blattspitze hin — eine Einrichtung, welche durchaus dem Bedürfniss gegenüber der Gefahr des Quer- und Längseinreißens entspricht.



Fig. 47. Nervatur des Blattes von Convallaria latifolia (nach ETTINGSHAUSEN).

Kehren wir nunmehr zurück zu den breiten dicotylen Blättern, so finden wir zunächst solche, deren Rand grob gezähnt oder mannigfaltig eingeschnitten und gelappt sein kann. In solchen Fällen, wie z. B. bei dem Blatt der Weinrebe, des Petasites albus und vielen anderen gleicht der Rippenverlauf dem zweiten vorhin beschriebenen Fall, z. B. dem von Cucurbita: die von der Mittelrippe ausstrahlenden Seitenrippen, sowie ihre secundären Verzweigungen laufen direkt nach dem Blattrande hin und endigen gewöhnlich in einem vorspringenden Zahne desselben, was übrigens auch bei kleingezahnten Blättern z. B. von Viburnum lantana vorkommt. Innerhalb der Einbuchtung zwischen den Zähnen pflegt in diesem Fall ein kleinerer Nerv zu endigen oder zwei kleinere Seitennerven treffen sich hier unter stumpfem Winkel. Mit dieser Einrichtung kann auch wieder die bogenförmige Randverbindung der Seitennerven gemischt sein.

Gehen wir nun zu den zertheilten und zusammengesetzten Blättern über, so fragt es sich, ob die einzelnen Theile der Lamina an und für sich eine beträchtliche Flächenausdehnung haben, wie bei dem Nussbaum, oder ob sie klein und schmal sind. Im ersten Fall hat die Nervatur dieselbe mechanische Aufgabe wie bei ganzen, großen Blättern, im zweiten Fall dagegen, wie z. B. bei den fein zertheilten, doppelt und dreifach fiederspaltigen Blättern vieler Umbelliferen (Conium, Anthriscus), bei der Schafgarbe und anderen ist von einer zusammenhängenden Blattfläche und einem Zerreißen derselben vom Rande her ohnehin kaum die Rede und die entsprechenden Einrichtungen der Nervatur fallen dann weg. So ist es auch ganz speciell bei der großen Mehrzahl der fein zertheilten Farnkrautblätter, wo ohnehin das Blattgewebe an und für sich schon eine beträchtliche Festigkeit besitzt.


Fig. 48. Nervatur eines Farnblattes (Adianthum).

Behält man die hier geltend gemachten mechanischen Principien der Blattnervatur im Auge, so ist es immer leicht, den Verlauf der gröberen Blattrippen auch in den hier nicht betrachteten Fällen seinem wahren Sinne nach zu verstehen. Es leuchtet ferner von selbst ein, dass bei sehr kleinen Blättern, wie denen der Lycopodiaceen, der meisten Coniferen, und vieler Dicotylen die beschriebenen mechanischen Einrichtungen ganz überflüssig sein würden, weshalb sie auch nicht vorhanden sind. Ebenso ist klar, dass bei sehr steifen, lederartigen Blättern, wie denen des Oleanders, die mechanische Seite der Nervatur gegenüber den Einrichtungen, welche die Nahrungszu- und Abfuhr vermitteln, ganz zurücktritt und dass endlich bei den sogenannten succulenten Pflanzen, deren Laubblätter sehr dick und ohnehin fest genug sind, von der mechanischen Nervatur gar nichts zu merken ist. Diese Betrachtungen aber lehren uns zugleich, wie fruchtbar jede aus dem Causalitätsprincip entspringende Auffassung der organischen Formen ist gegenüber der blos formalen Vergleichung derselben. Im Sinne der letzteren hat Ettingshausen Tausende von Blattnervaturen beschrieben, ohne zu irgend einem erheblichem Ergebniss zu gelangen; während unser einfaches Princip, wonach die Blattnervatur einerseits die Zu- und Abfuhr der Nährstoffe, andererseits die mechanische Aufgabe erfüllt, die Lamina straff ausgebreitet zu erhalten und sie vor dem Zerreißen zu schützen, eine ganz klare Einsicht in die hier herrschende Mannigfaltigkeit der Formen gewährt.

Betreffs der mechanischen Einrichtungen ist jedoch noch auf einen, bisher nicht berührten, Punkt hinzuweisen: es ist eine ganz gewöhnliche Erscheinung, dass kleine, schmale Blätter unmittelbar auf der Sprossaxe

sitzen, während die bei weitem größte Mehrzahl der großen, dünnen Blattflächen, sowohl von Luft- wie von Wasserflanzen an mehr oder weniger langen, dünnen Stielen befestigt sind. Ich erblicke in dieser Einrichtung einen weiteren Ausdruck des mechanischen Princips in der Organisation der Blätter; denn es leuchtet sofort ein, dass die beschriebenen Einrichtungen der Nervatur gegen das Zerreißen durch den Wind oder Wellenschlag des Wassers ganz wesentlich dadurch unterstützt werden, dass große, dünne Blattflächen auf einem elastisch beweglichen Stiele sich schaukeln: Sturm und Wellenschlag gewinnen kaum einen rechten Angriffspunkt gegen die Blattfläche, wenn diese auf einem elastischen Stiele sitzt, der sich unter dem Druck des Windes oder der Wasserströmung geschmeidig biegt und dreht, so dass die Blattfläche eher einer Wetterfahne als einer gewöhnlichen Flagge gleicht. Sitzt das Blatt dagegen ohne Stiel der Axe an, so kommt es darauf an, ob diese selbst geschmeidig, biegsam und elastisch ist. Wenn man nun bedenkt, dass ein überaus wesentliches Moment in der gesammten Erscheinung der Pflanzenwelt gerade darin liegt, ob die Blätter der Pflanzen klein oder groß, ob sie ganzrandig oder zertheilt, ob sie gestielt oder sitzend sind u. s. w., so leuchtet ein, dass wir durch das hier geltend gemachte mechanische Princip das Verständniss gewinnen für eine der auffallendsten und verbreitetsten Erscheinungen der Pflanzenwelt. Und fragen wir endlich, warum gerade bei den Laubblättern dieses mechanische Princip in so ausgiebiger Weise zur Geltung gelangt, so ist dafür die Antwort schon oben gegeben: es kommt ja nur darauf an, das chlorophyllhaltige Zellgewebe der Pflanzen in Form einer sehr dünnen Lamelle dem Licht darzubieten und zugleich dafür zu sorgen, dass durch eine gemäßigte Wasserverdunstung aus dieser Lamelle auch die von der Wurzel aufgenommenen Nahrungsstoffe dem Blatt zuströmen [1]).

Anmerkung zur IV. Vorlesung.

1) Dem Zweck des vorliegenden Buches entsprechend muss ich es mir versagen, die Nervatur der Blätter ausführlicher zu behandeln, obgleich es viel Verlockendes hat, diese so offen daliegenden, bisher nicht verstandenen Organisationsverhältnisse auf ein so einfaches Princip, wie im Text angedeutet, zurückführen zu können. SCHWENDENER (Das mechanische Princip im anat. Bau der Monocotylen Leipzig 1879) hat sich zwar auch mit der Biegungsfestigkeit der Blätter, sofern sie in dem anatomischen Bau des Querschnittes begründet ist, beschäftigt, die von mir im Text angedeuteten Verhältnisse aber kaum beachtet. — Vergl. auch HABERLAND in den Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIII. p. 160 ff. Die im Text gegebenen kurzen Andeutungen hoffe ich später in einer ausführlichen Darstellung weiter zu begründen.

V. Vorlesung.

Metamorphe und reducirte Sprossformen der Gefässpflanzen. Sprosse der Muscineen, Algen und Pilze.

Je weiter mit fortschreitender Arbeitstheilung an einem Pflanzenkörper die besondere einem Spross zugewiesene biologische Rolle von der des typischen Laubsprosses sich entfernt, desto mehr weicht auch seine äußere Form, innere Struktur und Reizbarkeit davon ab. Ein tieferes Studium dieser Metamorphosen und Rückbildungen der Sprosse könnte leicht in eine sehr lange Monographienreihe der verschiedensten Pflanzen ausarten; wir müssen uns jedoch mit einer gedrängten Übersicht der gewöhnlicheren Vorkommnisse begnügen.

Zunächst betrachten wir einige abgeänderte Formen der oberirdischen Sprosse, unter denen sich diejenigen der sogenannten Fettpflanzen oder Succulenten dadurch auszeichnen, dass bei ihnen bei namhafter Masse der Sprossaxen oder der Blätter Formverhältnisse obwalten, durch welche eine auffallend geringe Ausdehnung der Oberflächen ermöglicht wird: gegenüber dem schlanken, graciösen Bau der typischen Laubsprosse haben wir es hier also mit plumpen, massigen Formen zu thun. Durch diese Beschaffenheit werden die succulenten Pflanzen in den Stand gesetzt, selbst in trocken-heißer Luft bei geringer Wasserzufuhr aus dem Boden lebensthätig zu bleiben; freilich auf Kosten ihrer Zunahme an Körpergewicht, denn die geringe Flächenentwicklung erlaubt solchen Pflanzen nur eine relativ unbedeutende Flächenausdehnung des Chlorophylls und dementsprechend eine weniger ausgiebige Erzeugung organischer Substanz.

Halten wir uns zunächst an die ganz prägnanten Fälle der Succulenz, so kann dieselbe entweder an den Sprossaxen oder an den Blättern eintreten.

Bei den succulenten Sprossaxen pflegen die Blätter, obgleich am Vegetationspunkt angelegt, später theilweise oder gänzlich zu verkümmern; der entwickelte Spross besteht dann nur aus der blattlosen Axe. So ist es bei den echten Cactusformen, Echinocactus, Mamillaria, Cereus, Opuntia u. a., deren Sprossaxen entweder rundliche Knollen oder dicke prismatische

Körper darstellen, an deren Oberfläche die Stellen, wo die Blätter verschwunden sind, durch Büschel von Haaren und Stacheln, welche auf vorspringenden Polstern oder Riefen sitzen, bezeichnet sind. Zuweilen nehmen die Sprossaxen der Cacteen auch flache blattähnliche Formen an (Phyllocactus u. a.). In anderen Familien findet sich die Succulenz blattloser Sprossaxen bei einzelnen Arten, deren Wohnorte einer solchen Einrichtung günstig sind. So haben wir cactusartige Formen in der Familie der Asclepiadeen, bei der africanischen Gattung Stapelia, innerhalb der Gattung Euphorbia bei einer Reihe ebenfalls africanischer Arten, wie Euphorbia canariensis, globosa, Caput medusae u. a. Das assimilirende, chlorophyllhaltige Gewebe ist bei diesen blattlosen Succulenten in Form einer sehr dünnen Schicht unter der Epidermis der Sprossaxe ausgebreitet.

Schwache, dünne Sprossaxen mit stark succulenten Blättern finden wir vorwiegend in der Familie der Crassulaceen und bei der Gattung Mesembryanthemum, unter den Monocotylen besonders bei der Gattung Aloë, ab und zu auch bei anderen Pflanzen. Die Blätter geben in diesem Falle ihre gewöhnliche Ausbreitung in Form einer dünnen Lamelle gänzlich auf, sie werden dick, knollenartig oder prismatisch u. s. w. Das chlorophyllhaltige Parenchym bildet auch bei ihnen nur eine dünne, unter der Epidermis ausgebreitete Schicht, während die Hauptmasse solcher Blätter aus farblosem, saftig schleimigem Gewebe besteht.

Den Succulenten gegenüber giebt es aber auch Pflanzen, deren Sprossaxen dünn bleiben, unterhalb der Epidermis reichlich Chlorophyll besitzen, während die Blätter sammt und sonders in Form kleiner Schuppen verkümmern, so dass also auch hier, wie bei den cactusartigen Succulenten, die Sprossaxen das Assimilationsgeschäft selbst übernehmen. Unter den Phanerogamen finden sich in verschiedenen Familien derartige Pflanzen: unter den Papilionaceen z. B. Spartium junceum, unter den Scrophularineen Russelia juncea u. a. Die ganze Kryptogamenclasse Equisetum (Schachtelhalme) gehört ebenfalls hierher und ebenso die zu den Lycopodiaceen zählende Gattung Psilotum.



Fig. 49. Ruscus aculeatus nach DUCHARTRE. — *a* Hauptspross von gewöhnlicher Form; *cld* die blattförmigen Seitensprosse (Cladodien), auf denen die Blüthensprosse *fl* sitzen.

Besonders lehrreich betreffs des Verhältnisses zwischen Axe und Blatt sind die Pflanzen, welche sogenannte Cladodien erzeugen; man versteht darunter Sprossformen, deren Blätter in Form kleinster Schüppchen verkümmern, während die Sprossaxen selbst die flache Form gewöhnlicher Laubblätter annehmen, in dem Grade, dass ein ungeübter Beobachter der-

artige Sprossaxen ohne Zweifel für gewöhnliche Laubblätter halten müsste: unter den Monocotylen ist in dieser Beziehung die Gattung Ruscus aus der Familie der Asparageen, unter den Coniferen die Gattung Phyllocladus aus der Familie der Taxineen, unter den Dicotylen die Gattung Phyllanthus aus der Familie der Euphorbiaceen ganz besonders hervorzuheben. In solchen Fällen sind es gewöhnlich nur Seitensprosse der Hauptaxe, welche die Form dünner Laubblätter annehmen, es kommt aber auch vor, dass sämmtliche Sprosse, wenn auch nicht geradezu blattförmig, doch flach gedrückt, breit und chlorophyllreich sind und so die verkümmerten Laubblätter ersetzen, wie bei Mühlenbeckia platyclada, einer Polygonee und bei Carmichaelia, einer Papilionacee.



Fig. 50. Sprossgipfel von Akebia quinata, über den stützenden Stab hinausgewachsen; es sind vier freie Windungen entstanden.

In den bisher genannten Fällen metamorpher Sprosse handelte es sich wesentlich darum, welche Ausdehnung das chlorophyllhaltige Assimilationsgewebe entweder in den Blättern oder in der Sprossaxe selbst gewinnt; zu einer ganz anderen Kategorie von Metamorphosen gehören dagegen die Klettersprosse, bei welchen das Verhältniss der Laubblätter zur Sprossaxe im Wesentlichen ungestört bleibt, wo aber Einrichtungen getroffen sind, durch welche die schwachen, dünnen Laubsprossaxen, welche das Gewicht der Blätter, Blüthen und Früchte nicht zu tragen vermögen, in den Stand gesetzt werden, an fremden Körpern, meist an andern Pflanzen, emporzuklettern. Bei dem Epheu z. B. und dem Ficus scandens geschieht das einfach dadurch, das die Sprossaxen sich an Baumstämme oder Mauern fest anlegen und durch Haftwurzeln verbinden; viel vollkommener ist aber die Einrichtung für das Klettern bei den Laubsprossen der Schlingpflanzen, wo in den langgezogenen Sprossaxen eine Tendenz zu schraubenförmiger Krümmung mit der Reizbarkeit für den geotropischen Einfluß der Gravitation sich verbindet[1]), wodurch derartige Sprossaxen veranlasst werden, um aufrechte Stangen, Stämme, Aeste sich schraubenförmig festzuwinden und ihre blattbildende Knospe immer höher hinaufzuschieben. Bekannte Beispiele derartiger

Schlingpflanzen sind: der Hopfen, die Winden (Convolvulus), Bohne (Phaseolus). Dioscorea.

Die vollkommenste Einrichtung der Klettersprosse finden wir aber bei den Rankenpflanzen, deren Laubsprossaxen ebenfalls so dünn und biegsam sind, dass sie das Gewicht der Blätter, Blüthen und Früchte nicht zu tragen vermögen. Dennoch müssen solche Pflanzen geradeso wie echte Schlingpflanzen an Sträuchern und ähnlichen Stützen emporklettern, denn wenn sie dazu keine Gelegenheit finden, verkümmern sie. Die Kletterorgane sind nun eben die Ranken: mit diesem Ausdruck bezeichnet man lange, dünne, fadenförmige Organe, welche durch dauernde Berührung eines dünnen, festen Körpers veranlasst werden, denselben fest zu umwinden, so dass dadurch zugleich der ganze Laubspross veranlasst wird, seinen Gipfel höher und höher hinaufzuschieben. Solche reizbare Ranken können nun in sehr verschiedener Weise zu Stande kommen: zuweilen sind es die langen, dünnen Stiele der eigentlichen Laubblätter selbst, welche sich um dünne Stützen festwinden, so z. B. bei der spanischen Kresse (Tropaeolum), Clematis, Maurandia, Fumaria, Solanum jasminoides u. a. In anderen Fällen ist es die verlängerte Mittelrippe des Laubblattes, mit oder ohne Verzweigungen, wie bei Nepenthes, Cobaea scandens, Pisum sativum (Erbse), den Wickenarten (Vicia).

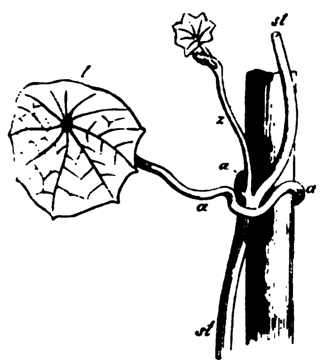


Fig. 51. Tropaeolum minus; der lange Stiel *a. a. a* des Laubblattes *l* ist für dauernde Berührung empfindlich und hat sich um eine Stütze und um den eigenen Stamm *st* so gewunden, dass dieser an jene festgebunden erscheint; *z* der Axelspross dieses Blattes.



Fig. 52. Bryonia dioica; *B* ein Stammstück, aus welchem neben dem Blattstiel *b* und der Knospe *k* die Ranke entspringt, deren unteres Stück *u* steif (nicht rankenartig), deren oberes Stück *x* sich um einen Zweig gewunden hat; der zwischen dem steifen Basalstück *u* und dem Stützpunkt *x* liegende lange Mitteltheil der Ranke hat sich schraubig gewunden und dabei das Stammstück *B* entsprechend gehoben; *w* und *w'* die Wendepunkte der Schraubenkrümmung.

Endlich können auch metamorphe Sprossaxen mit gänzlich verkümmerten Blättchen als reizbare Rankenfäden auftreten, so z. B. sind die Ranken des Weinstockes und des wilden Weines (Ampelopsis) metamorphosirte Seitensprosse an den normalen Laubsprossen dieser Pflanzen, ja sie können sogar als zu Kletterorganen degenerirte Blüthensprosse betrachtet werden. In dieselbe Kategorie gehören wahrscheinlich die ausserordentlich reizbaren Ranken der kürbisartigen Pflanzen und der Passionsblumen (Passifloren), während bei der Gattung Smilax (Monocotylen) die Ranken Auswüchse der Blattstiele sind. Auf die höchst merkwürdigen Reizerscheinungen der Ranken komme ich später zurück, hier sollte nur darauf hingewiesen sein, dass diese Kletterorgane durch Metamorphose sehr verschiedener Sprosstheile entstehen können und zwar auf Kosten der dabei schwindenden Blattbildung oder ohne dass diese wesentlich afficirt wird.

In gewissem Sinne bilden den Gegensatz zu den Ranken die sogenannten Dornen, die aber mit ihnen darin übereinstimmen, dass sie aus verschiedenen Theilen der Sprosse, gewöhnlich mit Unterdrückung der Blattbildung entstehen. Als Dornen bezeichnet man nämlich harte, spitze, einfache oder verzweigte Körper, welche den betreffenden Pflanzen entweder als Schutz gegen die Angriffe größerer Thiere oder als Kletterorgane dienen. Häufig entstehen die Dornen durch Metamorphose von Laubblättern, wie bei der Berberitze (Berberis), oder es sind Ueberreste abgefallener Laubblätter, wie bei Isoëtes hystrix, Astragalus tragacantha, oder das Ende eines Laubsprosses verwandelt sich in einen Dorn, wie bei Rhamnus cathartica, oder ein ganzer verzweigter, mit kleinen Blättchen besetzter Spross, anfangs zart und weich, erhärtet schließlich zu einem System von Dornen, wie bei Gleditschia ferox, triacanthos u. a. Derartige Dornen sind Sprossaxen, deren Blattbildung aufhört, während das Gewebe und selbst das ihres Vegetationspunktes sich in hartes, holziges Dauergewebe verwandelt. Die ältere Nomenclatur hat es bisher ängstlich vermieden, die mit den Dornen physiologisch ganz übereinstimmenden Stacheln in eine Kategorie zu bringen. Man versteht unter diesem Ausdruck harte, spitze, kurze oder lange Körper, welche an beliebigen Stellen aus den Sprossaxen oder auch aus Blättern hervorwachsen, die aber nicht als metamorphosirte Sprosse oder Blätter gelten können. Bei den Rosen und Brombeersträuchern sind sie Jedermann bekannt; unter den amerikanischen Solanumarten sind manche z. B. Solanum pyracantha und atrosanguineum durch auffallend schön gefärbte Stacheln ausgezeichnet, manche Palmen dagegen durch sehr lange und harte, die denen eines Stachelschweins gleichen.

Unter den oberirdischen Sprossen verdienen hier eine wenn auch nur flüchtige Erwähnung die auf der Erdoberfläche hinlaufenden, fadenförmigen, oft sehr langen Ausläufer, die gewöhnlich aus der Basis eines aufrechten Laubsprosses entspringen, an ihren langen Internodien einige unscheinbare Blattschuppen tragen, um dann weit entfernt von der Mutterpflanze plötz-

lich eine Rosette von Laubblättern zu erzeugen, aus welcher nach unten ein Büschel von Wurzeln, aufwärts dagegen Blüthensprosse entspringen. Ein sehr schönes Beispiel liefern die Erdbeeren. Derartige Ausläufer sind im Grunde Vermehrungsorgane, denn aus jedem bewurzelten Laubblattbüschel am Ende eines Ausläufers, dessen fadenförmiger Theil später verwest, entsteht eine neue selbständige Pflanze. Ganz ähnlich verhalten sich sehr viele andere Pflanzen, deren Ausläufer oder Stolonen unterhalb der Erdoberfläche fadenförmig horizontal hinwachsen, um aus ihrer Endknospe eine neue bewurzelte Pflanze oft weit entfernt von der Mutterpflanze zu erzeugen. So ist es z. B. bei der Umbellifere Aegopodium podagraria, bei dem gemeinen Baldrian (Valeriana officinalis) und bei vielen lippenblüthigen Pflanzen (Stachys, Mentha). An diese Formen schließen sich solche an, wo das Ende eines unterirdischen Ausläufers nicht sofort und nicht in derselben Vegetationsperiode zu einem oberirdischen Laubspross auswächst, sondern dick anschwillt und eine Knolle darstellt, an welcher in den Axen sehr kleiner, verkümmerter Blättchen Knospen (Augen) sitzen, aus denen sich in der nächsten Vegetationsperiode bewurzelte, oberirdische Laubsprosse entwickeln, aus denen wiederum knollenbildende, unterirdische Ausläufer entstehen. Ein ebenso bekanntes, als lehrreiches Beispiel für diese Lebensweise finden wir bei der Kartoffel und ebenso verhält sich die Topinambur (Helianthus tuberosus).

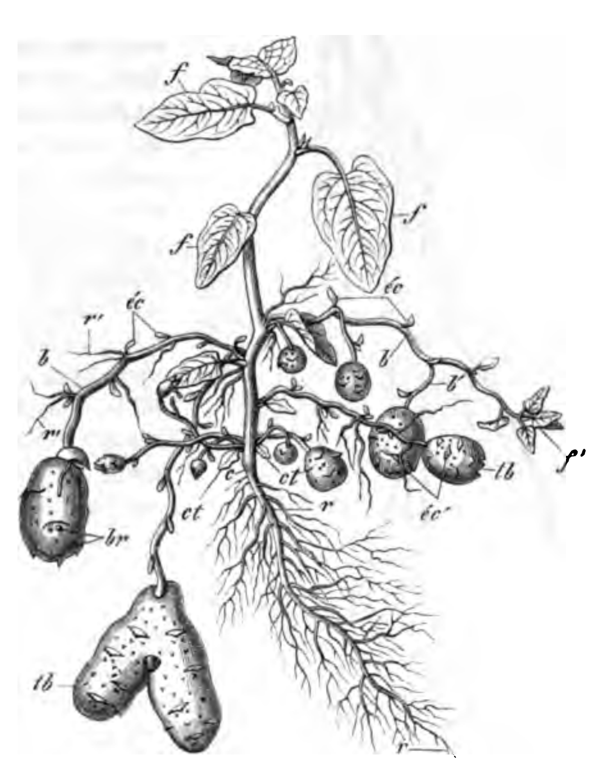


Fig. 53. Eine aus Samen erwachsene Kartoffelpflanze: *r* Hauptwurzel, *ct* Cotyledonen; *ff* Laubblätter; *b b* Seitensprosse mit Blattschuppen *c'c'*; an ihren Enden die Knollen *tb* (nach DUCHARTRE).

Auch manche Zwiebeln entstehen am Ende von unterirdischen Ausläufern z. B. die bei jungen Tulpenpflanzen. Die Zwiebeln unterscheiden sich von den Knollen aber dadurch, dass bei ihnen nicht die Sprossaxe, sondern die die Laubknospe umhüllenden Blätter dick, saftig und fleischig werden,

indem sie sich gleich den Knollen mit Reservestoffen anfüllen. Bei der Mehrzahl der Zwiebeln jedoch verwandeln sich die in den Axeln der Zwiebelschuppen entstandenen Knospen sofort in neue Zwiebeln, die sich nicht erst durch weithin streichende Ausläufer von der Mutterzwiebel entfernen. So ist es z. B. bei unserer gemeinen Küchenzwiebel, dem Knoblauch, bei der Kaiserkrone und vielen anderen. Es ist offenbar eine zweckmäßigere Einrichtung, wenn Knollen und Zwiebeln, aus welchen im nächsten Jahr neue Pflanzen entstehen, am Ende von mehr oder minder langen Ausläufern sich bilden, weil dadurch die neu entstehenden Individuen entfernt von der Mutterpflanze in einem Boden sich entwickeln, der von jener noch nicht erschöpft worden ist.

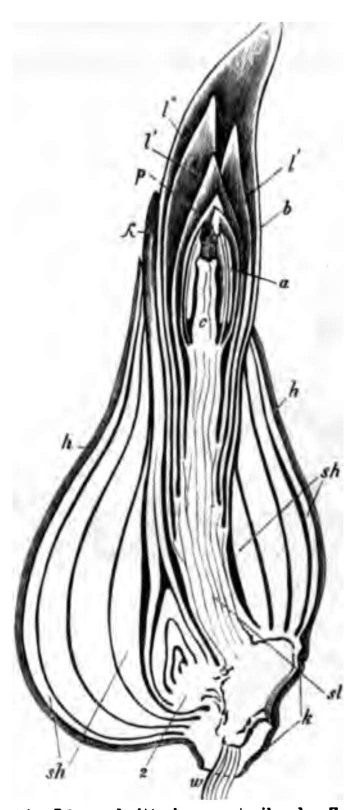


Fig. 54. Längsschnitt einer austreibenden Zwiebel von Tulipa praecox; *h* braune, die Zwiebel überziehende Häute; *k* der Zwiebelkuchen, d. h. der die Zwiebelschalen (Niederblätter) *sh sh* tragende Stammtheil; *sl* der verlängerte, die Laubblätter *l' l'* tragende Stammtheil, der oben in die terminale Blüthe übergeht; *c* der Fruchtknoten, a Antheren, *p* Perigon. — 2 Seitenknospe (junge Zwiebel) in der Axel der jüngsten Zwiebelschale; bei *λ* die Spitze des ersten Blattes dieser Seitenknospe, die sich als Ersatzknospe zur nächstjährigen Zwiebel ausbildet — *w* die Wurzeln, welche an den Fibrovasalsträngen des Zwiebelkuchens entspringen.

Es leuchtet ein, dass alle Pflanzen mit Ausläufern (oberirdischen oder unterirdischen, Knollen und Zwiebeln bildenden oder am Ende einfach Laubsprosse treibenden) beständig in Wanderung begriffen sind, durch welche sie Jahr für Jahr an weiter entfernten Orten zum Vorschein kommen. Sind derartige Pflanzen für den Boden und das herrschende Klima besonders gut eingerichtet, so können sie schließlich weite Bodenstrecken vollständig occupiren, indem sie alle übrigen Pflanzen verdrängen. So geschieht es z. B. bei den Quecken (Triticum repens), bei vielen Riedgräsern (Carex); im großartigsten Maßstabe bei den Schachtelhalmen (Equisetum); Equisetum limosum und palustre z. B. können vermöge ihrer im Schlamm hinkriechenden unterirdischen Ausläufer an Sümpfen und Rändern von Teichen und Seen große Strecken für sich allein occupiren. Überhaupt spielen die mit unterirdischen Ausläufern versehenen Pflanzen eine große Rolle in der Natur: der dichte Graswuchs der Wiesen, ebenso wie die unausrottbaren Unkräuter verdanken zum großen Theil ihre Existenz der beschriebenen Lebensweise.

Bei den mit Ausläufern versehenen Pflanzen ist der jedesmalige Hauptspross mit seinen Laubblättern und Blüthenstengeln vorwiegend oberirdisch entwickelt; es kommt aber nicht selten vor, dass das ganze Sprosssystem einer Pflanze aus unterirdisch hinkriechenden Sprossaxen besteht, von denen nur die Laubblätter über die Erde hervortreten, um am Licht Assimilationsprodukte zu erzeugen, welche durch die Blattstiele abwärts geführt in den unterirdischen, dicken Sprossaxen als Reservestoffe abgelagert werden. Ein sehr vollkommenes Beispiel dieser Lebensweise findet man bei unserem Adlerfarn (Pteris aquilina), aus dessen unterirdischen Sprossaxen jährlich nur ein einziges großes Laubblatt aus jeder Knospe oberirdisch hervortritt; ähnlich auch bei der Farngattung Lygodium, wo ebenfalls nur die Laubblätter oberirdisch leben und zwar so, dass ihre Mittelrippe, wie der Stengel einer Schlingpflanze emporklettert. Es ist vom physiologischen Gesichtspunkt aus gleichgültig, ob das System der unterirdisch ausdauernden Spross-

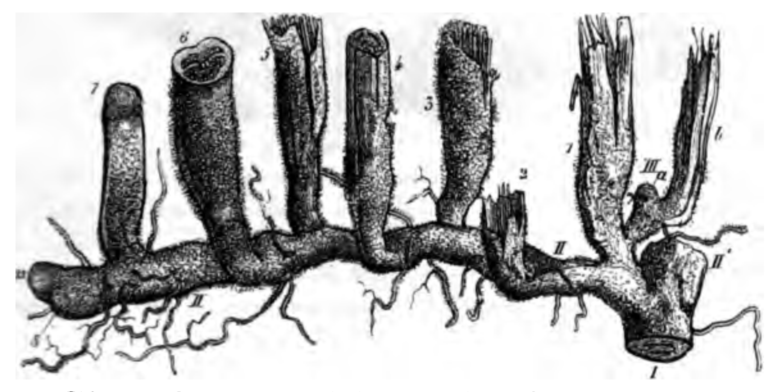


Fig. 55. Rhizom von *Pteris aquilina*, *I*, *II*, *II* die unterirdischen kriechenden Sprossaxen, *ss* der Scheitel einer solchen, 1, 2 bis 6 die Basaltheile der Blattstiele, 7 ein junges Blatt; *b* ein verwester Blattstiel, dessen noch lebendiges Basalstück eine Knospe *a III* trägt; die behaarten Fäden sind Wurzeln, welche hinter dem fortwachsenden Stammscheitel entstehen.

axen ein sogenanntes Monopodium oder ein Sympodium darstellt. Ein Monopodium entsteht nämlich, wenn die Vegetationspunkte des unterirdischen Systems immer weiter wachsen, während die über die Erde hervortretenden jährlich sich erneuernden Laub- und Blüthensprosse aus seitlichen Vegetationspunkten des unterirdischen Systems entspringen, wie es z. B. bei der Einbeere (Paris quadrifolia) der Fall ist. Ein unterirdisches Sympodium dagegen kommt zu Stande, wenn aus dem Vegetationspunkt eines unterirdisch kriechenden Sprosses schließlich ein oberirdischer Laub- oder Blüthenstengel entsteht, der dann wieder verschwindet; es bleibt nur das unterirdisch kriechende Stück der Sprossaxe noch längere Zeit frisch und eine unterirdische Seitenknospe des vorigen Laubstengels wächst in der Richtung des vorigen unterirdischen Sprosses weiter, um an seinem Ende wieder in einen vergänglichen Laubspross auszuwachsen. So besteht dann das unterirdische System von Sprossaxen aus zahlreichen Basalstücken ver-

schiedener Sprossgenerationen, deren Gipfelstücke Jahr für Jahr über die Erde hervorgetreten, dann aber verschwunden sind. Ein exquisites Beispiel dieser Lebensweise finden wir bei dem sogenannten Salomonssiegel der Gattung Polygonatum.

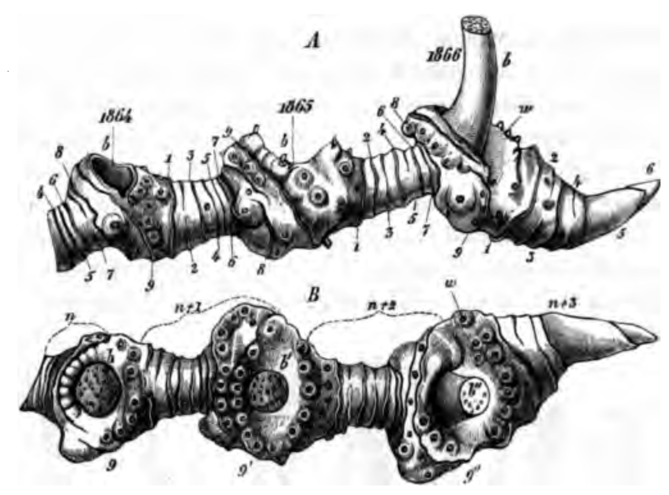


Fig. 56. Polygonatum multiflorum, ein vorderes, aus vier Jahrgängen bestehendes Stück eines viel längeren Rhizoms, *A* im Profil, *B* von oben gesehen; die sämmtlichen Adventivwurzeln sind abgeschnitten, ihre Stellung an den rundlichen Warzen kenntlich. Die Zahlen 1864, 1865, 1866 bezeichnen die Jahre, in denen die betreffenden Stücke des Sympodiums zugewachsen sind.

Diesen aphoristischen Bemerkungen über die unterirdischen Sprosse habe ich schließlich noch beizufügen, dass dieselben als Rhizome bezeichnet werden, wenn sie horizontal oder schief hinkriechend aus ihren Sprossaxen, wie es gewöhnlich der Fall ist, zahlreiche Wurzeln erzeugen. Ich wüsste kaum deutlichere Beispiele von Rhizomen oder Wurzelstöcken zu nennen als die der Gattung Iris, des Calmus (Acorus calamus) und ganz besonders des gewöhnlichen Spargels (Asparagus officinalis). Übrigens bieten uns die genannten Beispiele nur eine kleine Auswahl aus der großen Mannigfaltigkeit unterirdischer Sprossformen; es wäre für unseren Zweck jedoch ganz überflüssig, noch weiter auf Einzelheiten einzugehen, denn wer das Gesagte richtig verstanden hat, wird sich bei sorgfältiger Besichtigung beliebiger unterirdischer Sprosse leicht über den wahren Sachverhalt Rechenschaft geben können. Nur darauf möchte ich noch aufmerksam machen, dass man sich gelegentlich vor der Verwechslung unterirdischer Sprosse mit Wurzeln zu hüten hat, denn die ersteren nehmen sehr häufig äußerlich das Ansehen von Wurzeln an, vor Allem enthalten sie eben kein Chlorophyll, die unterirdischen Sprossaxen sind weiß, braun, gelb statt grün; das entscheidende Moment liegt aber immer darin, dass unterirdische Sprossaxen Blätter besitzen und am Ende eine blattbildende Knospe tragen; freilich sind die Blätter der Ausläufer und Rhizome gewöhnlich klein, unscheinbar, hautartig oder schuppenförmig, überhaupt verkümmert, da die wahre Blattnatur nur

dann zum Vorschein kommen kann, wenn sich die Blattanlagen unter dem Einfluss des Lichtes als grüne Laubblätter entwickeln. Dass die so unscheinbaren, unterirdischen Blätter ebenso wie die Schuppen der oberirdischen Winterknospen nur verkümmerte Laubblätter sind, lässt sich zum Theil experimentell beweisen[2]), indem es gelingt, durch geeignete Eingriffe in die normalen Vegetationsverhältnisse aus derartigen Schuppen echte Laubblätter entstehen zu lassen. Was die Zwiebeln betrifft, so ist schließlich hervorzuheben, dass die feisten, saftigen Schalen derselben ihrer Entwicklungsgeschichte nach ebenfalls Blätter sind, gewöhnlich ganze, metamorphosirte Blätter, wie bei der Kaiserkrone und Tulpe; zuweilen aber setzt sich der Zwiebelkörper aus den unterirdischen Basalstücken von Blättern zusammen, deren oberirdische Theile die Eigenschaften grüner Laubblätter besitzen, wofür unsere gemeine Küchenzwiebel das nächstliegende Beispiel darbietet.

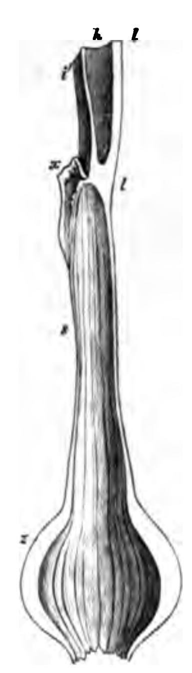


Fig. 57. Ein Blatt von Allium Cepa, der Länge nach halbirt; *s* die verdickte Basis der Scheide, die später nach dem Absterben der oberen Blatttheile als Zwiebelschale zurückbleibt; *s* der häutige Theil der Scheide, *l* die hohle Lamina; *h* Höhlung, *i* Innenseite der Lamina; *x* die Ligula.

Es liegt nahe, dass unterirdische Sprosse nicht bloß in ihrer Form, sondern auch in ihrer Funktion echten Wurzeln ähnlich werden können, indem sie gleich den letzteren Nahrung aus dem Boden aufnehmen und mit Reizbarkeiten ausgestattet sind, vermöge deren sie das Substrat ähnlich wie echte Wurzeln nach allen Richtungen durchwachsen. Wir finden unterirdische Sprosse dementsprechend zuweilen mit aufsaugenden Wurzelhaaren bedeckt, z. B. bei den Schachtelhalmen; außer den horizontal kriechenden Ausläufern giebt es solche, welche schief oder vertical abwärts in den Boden eindringen und sich auch sonst wie Hauptwurzeln verhalten; in ganz ausgezeichneter Weise geschieht dies bei den unterirdischen Sprossen der Gattung Dracaena, und aus dem unterirdischen Sprosssystem der Equiseten entspringen einzelne Zweige, welche 2—3 m tief senkrecht in die Erde hinabwachsen. Da nun somit Sprossaxen die Funktion von Wurzeln übernehmen können, so kann in derartigen Fällen die Bildung echter Wurzeln sogar ganz unterbleiben. Es ist eine ganze Reihe von Beispielen in diesem Sinne bekannt. Die zu den Lycopodiaceen gehörende Gattung Psilotum entwickelt ein unterirdisches System von Sprossen, deren Blattanlagen nur durch mühsame mikroskopische Untersuchungen nachgewiesen werden

können, während sie sich im Übrigen ganz wie Wurzeln verhalten. Völlig wurzellos sind ferner einige chlorophyllfreie Orchideen (Corallorrhiza, Epipogum), deren unterirdische Sprosse zwar ohne Weiteres als solche zu erkennen sind, aber doch die Funktion der Wurzeln vollständig übernehmen. Ich will nicht versäumen, bei dieser Gelegenheit zu bemerken, dass auch die Farngattung Salvinia völlig wurzellos ist, jedoch in ganz anderer Weise als die bisher genannten Pflanzen. Salvinia ist nämlich eine auf der Oberfläche des Wassers horizontal schwimmende, mit breiten Luftblättern versehene Pflanze, von deren Sprossaxe lange, wurzelähnliche Fäden in das Wasser hinabhängen; die letzteren sind jedoch weder echte Wurzeln noch metamorphosirte Sprosse, sondern der Entwicklungsgeschichte nach eigenthümlich veränderte Blätter, welche hier also die Funktion von Wurzeln übernommen haben.

In allen bisher betrachteten Fällen handelte es sich um abgeleitete oder metamorphosirte Sprossformen solcher Gefäßpflanzen, bei denen wenigstens die Hauptsprosse entweder grüne assimilirende Blätter erzeugen oder in ihren Axentheilen reichlich mit Chlorophyll versehen sind. Die Abweichungen vom Typus werden in diesen Fällen durch Theilung der physiologischen Arbeit hervorgebracht. Viel weiter gehen nun die Abweichungen von der typischen Sprossform bei den nicht chlorophyllhaltigen Pflanzen, welche entweder aus den in Zersetzung begriffenen Überresten anderer Pflanzen organische Nahrung in sich aufnehmen oder dieselbe direkt aus anderen lebenden Pflanzen, auf denen sie sich parasitisch einnisten, gewinnen. Zur erstgenannten Kategorie, die man gewöhnlich als Koprophyten bezeichnet, die ich aber lieber Humuspflanzen nenne, gehören als bekannte Beispiele einige unserer einheimischen Orchideen: Neottia, Epipogum, Corallorrhiza, ferner Lathraea, Monotropa. Bei ihnen ist die wesentliche Folge des Chlorophyllmangels die, dass die Blätter, die sonst zahlreich entwickelt sind, klein und schuppenförmig bleiben, da ja große Blätter nur dann einen Sinn und Zweck haben, wenn sie chlorophyllreich sind und als Ernährungsorgane dienen. Da nun also das Assimilationsgeschäft wegfällt, so ist auch die Zuführung mineralischer Nahrungsstoffe aus der Erde in entsprechenden Wasserquantitäten gelöst ganz oder zum Theil überflüssig, dementsprechend haben solche Pflanzen auch nur wenig Wurzeln und ebenso fehlt ihnen ein kräftig ausgebildeter Holzkörper in den Sprossaxen. Ähnlich ist es nun auch bei manchen Parasiten, besonders bei der sehr artenreichen Gattung Orobanche, welche zwar auf den Wurzeln anderer Pflanzen schmarotzt, aber doch noch eigene Wurzeln in der Erde entwickelt; denn der über die Erde emportretende Blüthenstengel bedarf immerhin einer gewissen Zufuhr von Wasser, da er monatelang wenigstens kleine Quantitäten von Wasserdampf verliert. Die Cuscutaarten besitzen nach ihrer Keimung gar keine Wurzeln in der Erde, sie ziehen vermittels der zahlreichen Haustorien, die aus den die Nährpflanze umschlingenden langen fadenförmigen Spross-

axen in das Gewebe der Nährpflanze eindringen, nicht nur alle Nahrungsstoffe, sondern auch das nöthige Wasser, dessen Quantität freilich äußerst gering ist, da die Blätter auf äußerst kleine, hautartige Schuppen reducirt sind. Viel tiefer als in diesen Fällen greift die Degradation der Sprossbildung bei solchen Schmarotzern um sich, deren ganzer Vegetationskörper bis zur Erzeugung der Blüthen im Gewebe der Nährpflanze sich entwickelt oder, nachdem er in diesem seinen Ursprung genommen, unterirdisch fortwächst; so ist es bei den Balanophoreen, den Hydnoreen und Rafflesiaceen, von denen ich schon früher erwähnte, dass die in das ernährende Substrat eindringenden Organe die bei den Gefäßpflanzen gewöhnliche Wurzelform gänzlich verlieren; bis zu der Zeit, wo die Blüthenknospen entstehen, kann man den Vegetationskörper derartiger Pflanzen zuweilen kaum noch als einen Spross bezeichnen; dass wir es mit Pflanzen aus der Abtheilung der Phanerogamen zu thun haben, erkennt man erst, wenn die Blüthen oder Inflorescenzen entstehen, die ja ihrerseits auch an den typisch chlorophyllhaltigen Pflanzen als stark metamorphosirte Sprosse zu betrachten sind. Aber selbst diese aus dem Substrat hervortretenden Theile derartiger Schmarotzer haben im Vergleich zu den typischen Sprossen der Gefäßpflanzen etwas ungemein Fremdartiges, sie gleichen in ihrem Gesammtaussehen zuweilen den Fruchtträgern großer Pilze, in ganz auffallender Art z. B. bei der Gattung Scybalium. Dass es bei allen bisher genannten Humusbewohnern und Parasiten in der That nur der Mangel des Chlorophylls ist,



Fig. 58. Balanophora fungosa; *w* die Wurzel der Nährpflanze, auf der sie schmarotzt; die dunkleren Adern sind Holzbündel, die aus der Wurzel in das Gewebe des Parasiten eindringen: *a*, *b*, *c* junge Blüthensprosse (nat. Gr.).

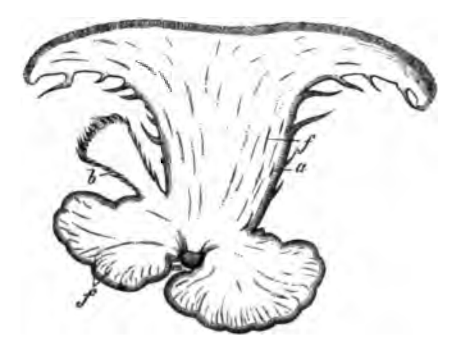


Fig. 59. Scybalium fungiforme; *rn* (zwischen den beiden Lappen) die Wurzel der Nährpflanze; *a* ein Blüthenspross, der auf seiner flachen Oberfläche dicht gedrängt sehr zahlreiche kleine Blüthen trägt; *b* junger Spross: *ff* Gefäßbündel (nach Eichler).

durch welchen die Degradation der gesammten Vegetationsorgane hervorgerufen wird, leuchtet sofort ein, wenn man mit ihnen die Mistel und die ganze Familie der Loranthaceen vergleicht. Auch diese Pflanzen schmarotzen mit ihren Wurzeln, wie schon früher gezeigt wurde, im Gewebe ihrer Nährpflanzen, sie sind aber reich an Chlorophyll und dementsprechend lässt ihre Sprossbildung nichts zu wünschen übrig: breite, dunkelgrüne Laubblätter an grünen, scharf gegliederten Axen mit dem anatomischen Bau hoch organisirter Gefäßpflanzen zeigen, dass das fremdartige Aussehen der Humuspflanzen und chlorophyllfreien Schmarotzer eben nur dem Chlorophyllmangel zuzuschreiben ist: indem die Loranthaceen mit ihren wenig veränderten Wurzeln in der Hauptsache nur Wasser und mineralische Nährstoffe aus dem Holz der von ihnen bewohnten Bäume aufsaugen, sind sie durch ihre chlorophyllhaltigen Sprosse befähigt, organische Substanzen durch Zersetzung von atmosphärischer Kohlensäure zu erzeugen; dementsprechend ist auch der Holzkörper der Sprossaxen kräftig ausgebildet, denn durch diesen wird den assimilirenden Blättern das mit Mineralstoffen versehene Wasser zu-

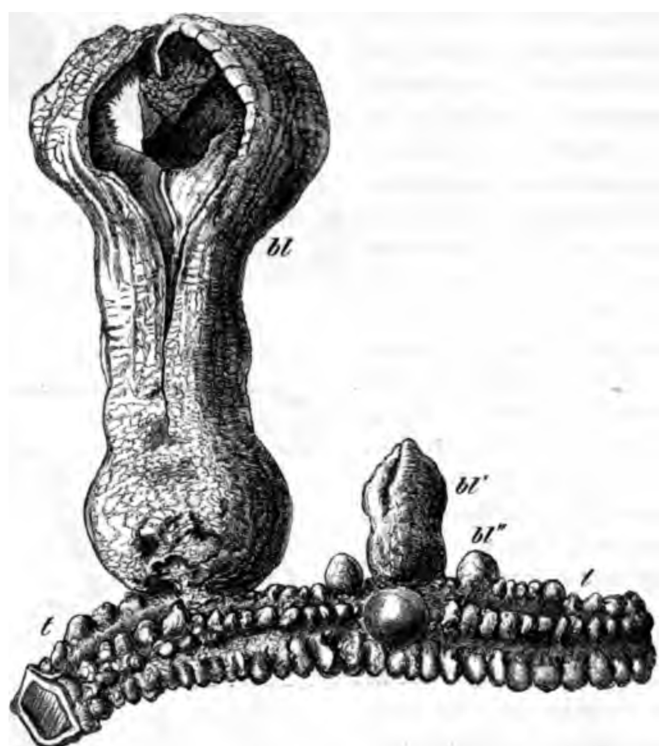


Fig. 60. Hydnora africana. — *t t* ein kleines Stück des unterirdischen Vegetationskörpers von der Nährpflanze abgeschnitten; aus ihm entspringen eine fertige Blüthe *b l* und Blüthenknospen *bl'*, *bl''* (²/₃ der nat. Gr.).

geführt. Aus der Vergleichung der Humuspflanzen und Schmarotzer mit den normalen, grünblättrigen Pflanzen gewinnt man die Überzeugung, dass die

gesammte vegetative Gliederung, die Unterscheidung in Wurzel und Spross, die Differenzirung des Sprosses in Blatt und Axe, die Produktion des Holzes und anderer anatomischer Elemente ganz wesentlich durch die Ernährungsthätigkeit des Chlorophylls hervorgerufen worden ist: in dem Grade, wie die Pflanzen dahin streben, aus ihren Sprossaxen chlorophyllreiche, flache Gewebeplatten, die Laubblätter, dem Licht und der Luft darzubieten, muss auch die Sprossaxe diejenigen Gewebeformen entwickeln, welche der Zu- und Ableitung von Nahrungsstoffen in die Blätter und aus ihnen zurück dienen und in dem Grade, wie dies geschieht, müssen auch die im Substrat enthaltenen Wurzeln befähigt sein, das an den verdunstenden Blättern verlorene Wasser mit den zur Assimilation nöthigen Mineralstoffen aufzusaugen. Je chlorophyllreicher und größer die Blätter oder auch die Sprossaxen selbst (wie bei den Cactusformen und Cladodien), desto vollkommener müssen also auch die Wurzeln gebildet sein; es ist daher leicht verständlich, dass mit zunehmendem Parasitismus, mit abnehmendem und schließlich ganz verschwindendem Chlorophyllgehalt der Sprosse auch die Wurzelbildung sich vereinfacht, endlich ganz aufhört, dass bei höchst gesteigertem Parasitismus endlich sogar die Differenzirung in Wurzel, Spross und Blätter am Vegetationskörper aufhört, bis endlich nur an der Blüthen- oder Inflorescenzbildung noch die Verwandtschaft derartiger Pflanzen mit hoch organisirten Phanerogamen erkannt wird. Ähnlichen Degradationen begegnet man ja auch bei den thierischen Parasiten: an oder in dem ernäh-

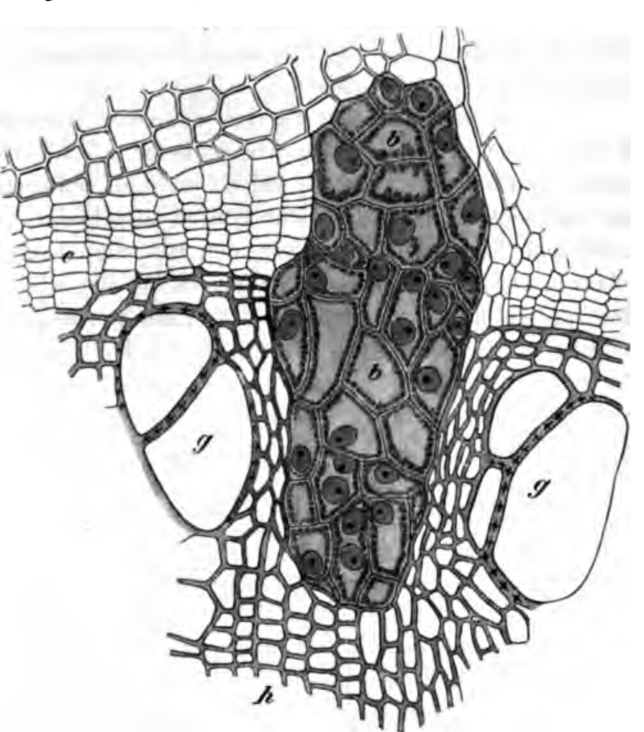


Fig. 61. Partie aus dem Querschnitt der Wurzel von Cissus und zwar *c* das Cambium, *h* das Holz, *g* grosse Gefäße; das Gewebe *b b* gehört zum Vegetationskörper der in der Cissuswurzel schmarotzenden Brugmansia Zippelii; die dünnen Fäden desselben kriechen in der Rinde der Cissuswurzel entlang und schwellen stellenweise zu dickeren Polstern wie in unserer Fig. an, um aus diesen Blüthen zu entwickeln, die dann nach aussen vortreten wie in Fig. 17. *A.* (stark vergr. nach Graf SOLMS-LAUBACH).

renden Thier festgesogen, relativ unbeweglich bedarf der thierische Parasit nur schwach ausgebildeter oder gar keiner Fresswerkzeuge, Bewegungsorgane und dementsprechend keiner Sinneswerkzeuge; auch bei den thierischen Parasiten schwindet mit zunehmendem Parasitismus mehr und mehr die gewohnte äußere Gliederung und der anatomische Bau, den der Parasit als der Verwandte einer höher organisirten Gruppe besitzen sollte, wobei im Allgemeinen, ähnlich wie bei den Pflanzen, die Fortpflanzungsorgane weniger als die Vegetationsorgane der zerstörenden Wirkung der Trägheit widerstehen. In der That ist es in beiden Fällen Unthätigkeit, Trägheit, was den Parasitismus auszeichnet und die Rückbildung der Organe bedingt. Wie ein Thier, welches sich für seine ganze Lebensdauer an oder in einem anderen festsaugt, all' der verschiedenen Thätigkeiten entbehren kann, welche andere Thiere zum Einfangen ihrer Nahrung und der entsprechenden Bewegung und Sinnesthätigkeit bedürfen; ebenso geht für eine Pflanze mit dem Verlust des Chlorophylls die Nöthigung verloren, sich über das Substrat an das Licht zu erheben und alle diejenigen Einrichtungen an sich auszubilden, welche diesem Zwecke dienen.

Wenden wir uns nun zu den einfacher organisirten Pflanzen, den Moosen und Algen, so finden wir, je tiefer wir hinabsteigen, immer einfachere Sprossformen, die wir jedoch nicht als reducirte, sondern vielmehr als rudimentäre, als noch nicht typisch ausgebildete zu betrachten haben. Zahlreiche Übergangsformen von den typischen Laubsprossen der Gefäßpflanzen bahnen uns aber den Weg bis zu den allereinfachsten Anfängen der Sprossbildung, wo schließlich von der Sprossnatur nur noch die Erhebung über das Substrat, die Erzeugung der Generationsorgane und die Assimilationsthätigkeit mit den dazu nöthigen Reizbarkeiten übrig bleibt. Nur an einigen wenigen Beispielen soll hier, nachdem schon früher von diesen Dingen die Rede war, auf einige hervorragende Momente hingewiesen werden.

Bei den Laubmoosen und in der Abtheilung der Lebermoose bei den foliosen Jungermannien finden wir ganz typische Sprosse in Blätter und Axen differenzirt, nur in ihrem anatomischen Bau viel einfacher als bei den Gefäßpflanzen, auch handelt es sich hier immer um kleine, meist in dichtem Rasen beisammen wachsende Pflänzchen, die nur bei feuchter Luft vegetiren und starke Austrocknung als Ruhezeit benutzen. Damit fällt die Nöthigung zur Holzbildung und Wasserleitung, die Einrichtung derjenigen anatomischen Momente, welche die Festigkeit großer Landpflanzen bewirken, überhaupt alle diejenigen Einrichtungen weg, welche nur bei großen Landpflanzen nöthig sind. Besonders sind die Laubblätter der Moose bei ihrer Kleinheit und den genannten Lebensbedingungen nicht bemüßigt, ein Netzwerk von Rippen und Adern zu bilden, wie wir es bei den großen Blättern der Landpflanzen kennen lernten, oder indem wir das Causalverhältniss richtiger fassen: weil der Gestaltungstrieb in der Klasse der Moose weder

zur Bildung von Holz, Gefäßbündeln, elastischen Fasern, noch zu kräftiger Ausbreitung der Assimilationsflächen hinstrebt, bleiben sie verhältnissmäßig klein, ihre Massenbildung ist gering im Vergleich zur Mehrzahl der höher organisirten Pflanzen. Übrigens können an den Sprossen der Moose ähnlich wie an denen der Gefäßpflanzen die mannigfaltigsten Metamorphosen auftreten: sie erzeugen kleinblättrige Ausläufer, welche eher oder später sich bewurzelnd wieder aufrechte Laubsprosse bilden oder es entstehen Knollen, Rhizome u. s. w.; dies alles sehr klein und von einfachem Zellenbau. Eine besondere Eigenthümlichkeit der Laubmoose aber liegt in der Erzeugung eines bloß aus Zellenfäden bestehenden Systemes von Spros-



Fig. 62. Catharinea undulata ein Laubmoos; aus kriechenden bewurzelten Rhizomen entwickeln sich aufrechte Laubsprosse, deren ältere die langgestielten Sporogonien tragen (nat. Gr. nach SCHIMPER).

sen: des sogenannten Protonemas, welches in allen wesentlichen Punkten die Sprossnatur besitzt, ohne dass an ihm die typische Vollkommenheit der Muscineensprosse zum Vorschein kommt. Aus diesem Protonema entwickeln sich als seitliche Sprossungen nicht nur Wurzeln, sondern auch die eigent-

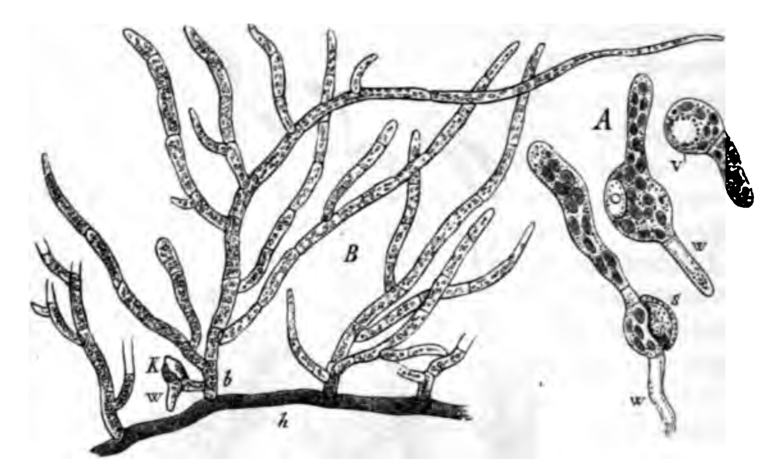


Fig. 63. Funaria hygrometrica. *A* keimende Sporen, *v* Vacuole, *w* Wurzel, *s* Exosporium; *B* Theil eines entwickelten Protonema, etwa 3 Wochen nach der Keimung; *h* ein niederliegender Hauptspross mit gebräunter Wandung und schiefen Querwänden, aus welchen die aufstrebenden begrenzten Zweige hervorgehen; bei *K* Anlage eines Laubsprosses mit Wurzel *w* (*A* 550 mal, *B* etwa 90 mal vergr.).

lichen Laubmoossprosse, die ihrerseits die Träger der Sexualorgane darstellen; das Protonema kann als eine einfachere Vorstufe des gesammten

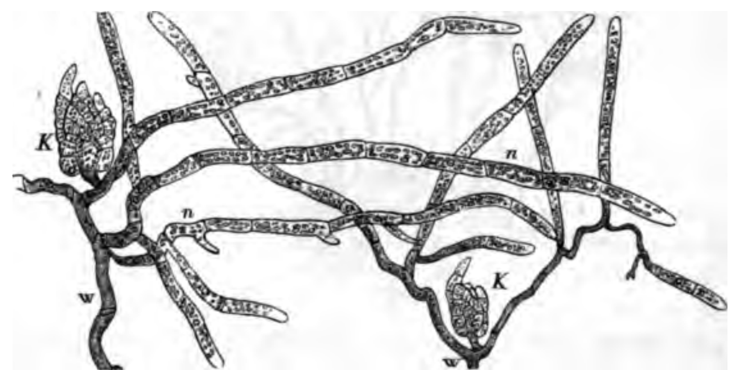


Fig. 64. Protonematischer Wurzelausschlag von Mnium hornum mit blattbildenden Knospen *K*; *w w* die Wurzeln eines umgekehrten Rasens, aus denen die Protonemafäden *n n* hervorsprossen (90).

Vegetationskörpers der Laubmoose gelten. Besondere Erwähnung verdienen noch die am Protonema zuweilen auftretenden blattähnlichen, chlorophyllreichen Geweheplatten, die man dort nicht als Blätter im engeren Sinn des Wortes betrachten kann (Tetraphis). Gleich zahlreichen ähnlichen

Bildungen bei den Algen, Lebermoosen und sogar den Vorkeimen (Prothallien) der Farrenkräuter haben wir es hier mit Sprossbildungen zu thun, welche ähnlich wie die Cladodien der Gefäßpflanzen wesentlich nur dem Zwecke dienen, ein Quantum Chlorophyll in flacher Ausbreitung dem Lichte darzubieten und so die Ernährung zu kräftigen.

Bei einigen Abtheilungen der Lebermoose begegnen wir flach ausgebreiteten Sprossaxen, welche auf ihrer mit Haarwurzeln versehenen Unterseite entweder blattähnliche Häute besitzen oder derselben gänzlich entbehren, was für die Sprossnatur derartiger Gebilde übrigens unserer Auffassung nach ganz gleichgültig ist; wir haben es hier eben mit flachen Sprossen zu thun, die durch ihren Chlorophyllgehalt ihr Hervortreten über das Substrat und ihre Fähigkeit, Fortpflanzungsorgane zu erzeugen, ihre Sprossnatur hinreichend kenntlich machen. Nichts kann überflüssiger sein als die morphologische Haarspalterei, welche in derartigen Organen etwas wesentlich anderes sehen will, als in den Laubsprossen anderer Pflanzen, bloß weil ihnen die äußere Gliederung in Axe und Blatt abgeht, ein Mangel, der ja durch die flache Ausbreitung und den Chlorophyllreichthum aufgehoben wird.

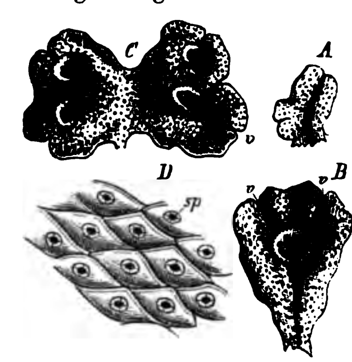


Fig. 65. Marchantia polymorpha, wenig vergrößert. *A B* junge Sprosse, *C* die zwei aus einer Brutknospe entstehenden Sprosse mit Brutknospenbehältern; *v v* die eingebuchtete Scheitelregion; *D* ein Stück Epidermis von oben gesehen, *sp* Spaltöffnungen auf den rhombischen Feldern (stärker vergr.).

In dem unendlichen Formenreichthum der Algen fällt dem an die große Constanz der typischen Sprossform der Gefäßpflanzen und höheren Moose Gewöhnten ganz besonders die Thatsache auf, dass hier selbst bei näher verwandten Abtheilungen die Ausbildung der chlorophyllhaltigen Sprosse, besonders was ihre Gliederung in Blatt und Axe betrifft, äußerst verschieden ist. Die Natur, möchte man sagen, hat hier dem Bildungstriebe der vegetabilischen Substanz unter den einfacheren Lebensbedingungen, welche das Wasser darbietet, gewissermaßen freien Lauf gelassen, während für die höhere Ausbildung unter schwierigeren Verhältnissen, wie sie das Leben der Landpflanzen mit sich bringt, sich offenbar die typische Laubsprossform als die zweckmäßigste erwiesen hat und bei fortschreitender Ausbildung des Pflanzenreiches auch fast ausnahmslos beibehalten worden ist. Wo bei den Algen überhaupt eine schärfere Gliederung hervortritt, da macht sich auch immer die Differenz zwischen chlorophyllreichen, gewöhnlich flach ausgebreiteten und dünnen stielartigen Theilen, also die Hauptdifferenz von Blättern und Axen geltend. In sehr eigenthümlicher und im Vergleich mit den Gefäßpflanzen und Moosen recht fremdartiger Form geschieht dies z. B. bei den Laminarien, wo die ganze Jahre

lang fortlebende Pflanze aus einem unten bewurzelten Spross besteht, dessen unterer Theil *s* wie ein Blattstiel am oberen Ende eine Lamina *b* trägt, die einem großen Laubblatte verglichen werden kann; der Vegetationspunkt dieses merkwürdigen Sprosses sitzt an der Grenze von Stiel und Lamina (bei *e*); er erzeugt jährlich gewissermaßen durch Einschiebung eine neue Lamina *b'*, worauf die ältere *b* zu Grunde geht.

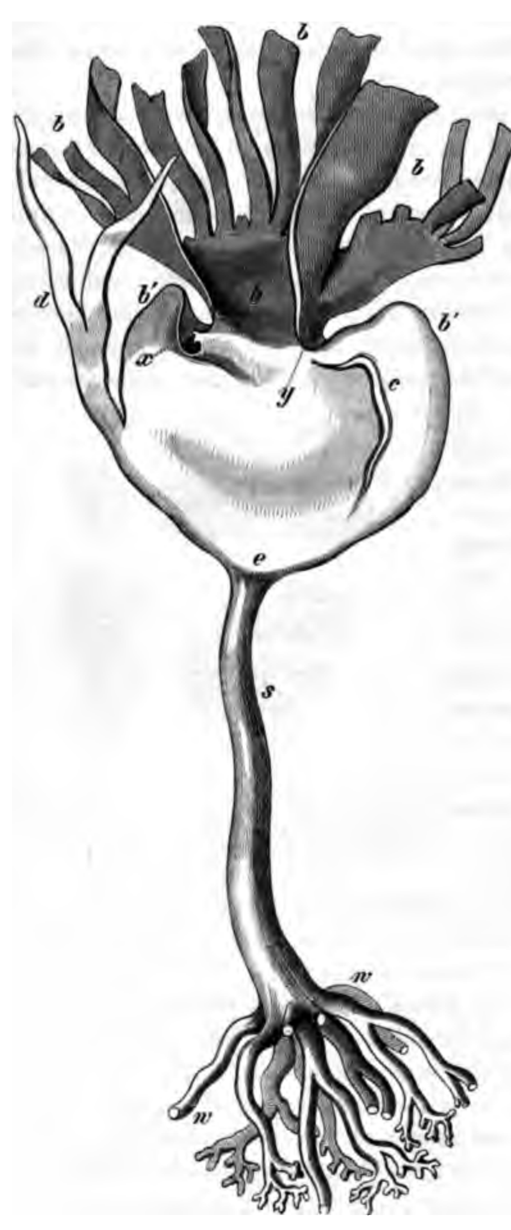


Fig. 66. Laminaria Claustoni.

Obgleich also in rein formaler Beziehung ein großer Unterschied zwischen einem derartigen Spross und einem Laubspross der höheren Pflanzen besteht, liegt es doch auf der Hand, dass durch die angedeutete Gliederung im Wesentlichen diejenigen physiologischen Vortheile erreicht werden, welche durch die gewöhnliche Gliederung in Blatt und Axe gegeben sind; specieller noch tritt die physiologische Ähnlichkeit hervor in dem Abwerfen des flächenförmigen Blatttheiles und in der Ersetzung desselben durch ein neues gleiches Organ. Bei einer anderen ebenfalls hoch organisirten Algengattung: Sargassum finden wir dagegen Sprossformen, die von denen der Gefäßpflanzen nur wenig abweichen; aus dem Vegetationspunkt einer dünnen Axe entstehen flache Blätter *b* durch Interfoliartheile der ersteren getrennt und außerdem Sprosstheile, welche als Schwimmblasen *l* dienen und andere, an denen sich ausschließlich

Sexualorgane *f* bilden — eine Theilung der Arbeit, wie sie sonst nur bei hochorganisirten Pflanzen angetroffen wird. Bei den Fucusarten dagegen findet sich überhaupt keine Gliederung in Blatt und Axe, die verzweigten Sprosse sind selbst flach, sogar bandförmig, ähnlich wie die Cladodien mancher Phanerogamen. Bei zahlreichen anderen Algengattungen finden sich reichlich verzweigte Sprosse ohne irgendwelche flache Gewebeplatten; das assimilirende Chlorophyll liegt unter der Oberfläche der cylindrischen Gewebekörper, deren physiologisches Verhalten mit dem Sprosssystem von Spartium junceum oder von Psilotum ganz wohl verglichen werden kann (Fig. 68). Wieder in anderen Fällen besteht der ganze Spross aus einem kurzen bewurzelten Basalstück, auf welchem laubblattähnliche, dünne Gewebeplatten sitzen (Fig. 69), aus deren Rändern nicht selten ähnliche Organe hervorwachsen, etwa so wie die Glieder einer Opuntia. Ich muss es mir bei dieser flüchtigen Übersicht leider versagen, auf den hier herrschenden Formenreichthum näher einzugehen, denn gerade die für uns wichtigsten organographischen Verhältnisse

Fig. 67. Sargassum vulgare (nat. Gr.), vergl. den Text.

Fig. 68. Gelidium sp.

Fig. 69. Delesseria sanguinea; blattähnlicher Spross unten mit Haftwurzel.

würden nur durch zahlreiche Abbildungen und ausführliche Beschreibungen klar zu legen sein. Ihrer hervorragenden, schon früher betonten Bedeutung wegen soll aber schließlich noch auf diejenigen Algen hingewiesen werden, deren Wachsthum nicht von Zelltheilungen begleitet ist, die also, wie man zu sagen pflegt, nur aus einer Zelle bestehen, was diese Pflanzen jedoch nicht hindert, zuweilen beträchtliche Größe und neben ihrer Wurzelbildung auch die mannigfaltigste Gliederung ihrer Sprosse zu erreichen. In diesem Sinne wurde früher schon auf die Gattungen Caulerpa, Botrydium, Vaucheria u. a. hingewiesen (vergl. p. 7).

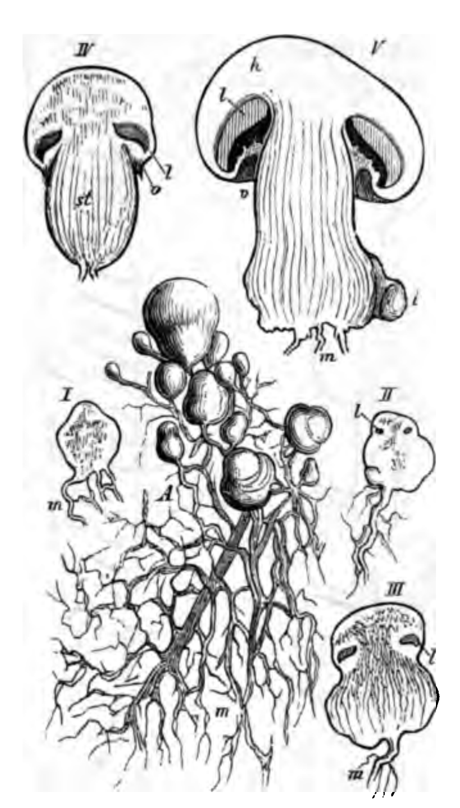


Fig. 70. Agaricus campestris; *A* zeigt das Mycelium *m* mit Fruchtträgern besetzt; *I—V* Entwicklung der Fruchtträger (nat. Gr.).

Dass bei den einfachsten Algen ebenso wie bei den einfachsten Pilzen die Gliederung des Vegetationskörpers in Wurzel und Spross überhaupt noch nicht vorkommt, habe ich früher ebenfalls schon betont; auch darauf wurde schon hingewiesen, dass die herkömmliche Bezeichnung für die Gliederung höher entwickelter Pilze in Mycelium und Fruchtträger im Grunde unserer Auffassung nach nichts weiter bedeutet, als die Gliederung in Wurzel und Spross, nur dass wir es hier mit typisch chlorophyllfreien Pflanzen zu thun haben, bei denen, wie bei allen übrigen chlorophyllfreien Pflanzen, der Spross eben nicht mehr Assimilationsorgan sondern nur noch Träger der Fortpflanzungszellen ist, als welcher er mit wenigen Ausnahmen auch über das ernährende Substrat hervortritt. Bei den gewöhnlichen großen Hutpilzen der Wälder und Wiesen ist also der gestielte Hut, an dessen Unterseite die Sporen entstehen, der Fruchtträger oder unserer Auffassung nach der zum bloßen Fruchtträger reducirte Spross, dessen zugehöriges Wurzelsystem als Mycelium in der Erde verbreitet ist. Dass es sich auch hier wieder um unzählige Formverschiedenheiten handelt, versteht sich bei dem Artenreichthum der Pilze und bei der entsprechenden Verschiedenheit ihrer Lebensweise von selbst.

Es kam bei dieser knappen Darstellung der vergleichenden Organographie wesentlich nur darauf an, diejenigen Momente hervorzuheben,

welche zum Verständniss der späteren, allgemein physiologischen Auseinandersetzungen dienen können. Zu diesem Zweck betrachteten wir die verschiedenen Theile der Pflanzen eben als Organe, d. h. als Werkzeuge zu bestimmten physiologischen Verrichtungen und specieller auch nur diejenigen, welche im Gegensatz zu den Fortpflanzungsorganen als die Vegetationsorgane bezeichnet werden. Diese in der Botanik bisher unter der Herrschaft der morphologischen Schule ungebührlich zurückgedrängte physiologische Behandlung der Organographie soll übrigens keineswegs die rein formale Vergleichung ausschließen, wie sie bisher unter dem Namen der Morphologie getrieben worden ist; nur klärend und läuternd soll sie auf die letztere einwirken. Dass die Vergleichung der organischen Formen unter rein physiologischen Gesichtspunkten, welche ausschließlich die Funktionen der Organe betreffen, nur e i n e Seite des Themas erschöpfen kann, dass neben der funktionellen Bedeutung der Organe auch phylogenetische Beziehungen vorhanden sind, welche ganz unabhängig von der Lebensweise der Organismen ihre innere Verwandtschaft, ihre Abstammung betreffen, bedarf in unserer Zeit keines Beweises; die ganze Systematik und die Morphologie, soweit sie überhaupt einen Sinn hat, haben es ausschließlich damit zu thun, und eben weil diese morphologische und phylogenetische Betrachtungsweise der Pflanzen in der Botanik immer vorgeherrscht hat und in neuester Zeit jedes andere Interesse an Pflanzen zu überwuchern droht, hielt ich es für zweckmäßig, durch die vorausgehenden Vorlesungen einen geeigneteren Boden für unsere physiologischen Betrachtungen zu gewinnen. Nur das eine möchte ich hier noch betonen, dass meiner Ansicht nach die Fortschritte auf botanischem Gebiet in physiologischer Richtung liegen und dass wir eher oder später von physiologischen Gesichtspunkten ausgehend auch dahin gelangen werden, die eigentlich morphologischen, erblich formalen Eigenschaften der Organe und die Ursachen ihrer Variationen zu begreifen. Auch die rein formalen, vorwiegend durch die Entwicklungsgeschichte enthüllten Beziehungen der Organismen unter einander müssen eher oder später als die Wirkungen angebbarer physiologischer Ursachen sich darstellen.

Anmerkungen zur V. Vorlesung.

1) Dass die von DARWIN aufgestellte Theorie des Windens der Schlingpflanzen unrichtig ist, wurde von H. DE VRIES gezeigt. Vergl. Arb. d. bot. Instit. I p. 317 und II p. 718.

2) Dass die Blattschuppen nur an ihrer normalen Ausbildung gehinderte Laubblätter sind, nicht aber im Sinne der BRAUN'schen Morphologie eine sogenannte Blattformation darstellen, hat GOEBEL durch experimentelle Untersuchungen, bot. Zeitg. 1880, pag. 753 ff. bewiesen.

VI. Vorlesung.

Über den zelligen Bau der Pflanzen. Protoplasma, Kern, Zellhaut.

Dass die Pflanzen aus Zellen bestehen, ist gegenwärtig jedem Gebildeten bekannt; doch dürfte nur Wenigen der wahre Sinn des Wortes Zelle ganz klar sein, um so weniger, als die Naturforscher selbst auch jetzt noch die verschiedensten Meinungen darüber hegen und diskutiren: für Manche ist die Zelle jederzeit ein selbständiges Lebewesen, welches bald allein für sich selbst existirt, bald mit anderen, Millionen seines Gleichen »sich vereinigt«, um einen Zellenstaat oder wie es HAECKEL speciell für die Pflanzen genannt hat, eine Zellenrepublik zu bilden, für Andere wieder, zu denen auch der Verfasser dieses Buches gehört, ist die Zellbildung eine im organischen Leben zwar sehr allgemeine Erscheinung, aber doch nur von secundärer Bedeutung, jedenfalls bloß eine der zahlreichen Äußerungen des Gestaltungstriebes, der aller Materie, im höchsten Grade aber der organischen Substanz innewohnt.

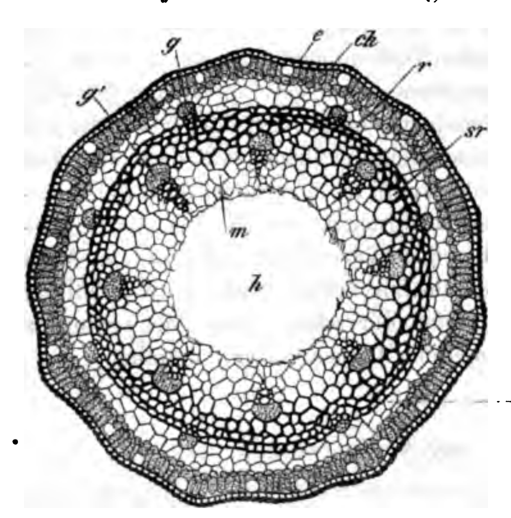


Fig. 71. Querschnitt des Blüthenschaftes von Allium Schoenoprasum, circa 30 mal vergrößert. — *e* die Epidermis; *ch* chlorophyllhaltiges, *r* farbloses Rindenparenchym; *m* Markparenchym; *g g'* Gefäßbündel; *sr* der Sklerenchymring.

Bei so bewandten Umständen ist es gewiss das Beste, zunächst jede Theorie bei Seite zu lassen und uns an die unmittelbarste Erfahrung, an die Betrachtung einiger Objecte zu wenden, welche ohne jede Controverse aus Zellen bestehen.

Wenden wir uns zu diesem Zweck zunächst an unsere Fig. 71, welche den Querdurchschnitt des Blüthenschaftes einer mit unserer gemeinen Küchenzwiebel nahe verwandten Pflanze darstellt. Man sieht ohne Weiteres, dass der Raum desselben von einem Maschennetz eingenommen oder in zahlreiche, geschlossene Kammern eingetheilt ist. Die Wände der letzteren bestehen, wie man bei der Beobachtung sofort erkennt, aus fester und, wie weitere Erfahrungen zeigen, sogar aus außerordentlich fester Substanz; die davon eingerahmten Räume enthalten Flüssigkeit und, wie wir später sehen werden, andere, noch wichtigere Bestandtheile. Die Größe der Kammern ist sehr verschieden und ebenso ihre Form. Unser Bild lässt aber sofort erkennen, dass die nach Größe und Form einander ähnlichen Kammern, schichtenweise oder in Gruppen zusammengestellt, auf dem Querschnitt des Pflanzenorgans zusammengeordnet erscheinen.

Die einzelnen, maschenförmigen Räume oder Kammern sind nun die Zellen; die Zusammenordnungen gleichartiger Zellen sind die verschiedenen Gewebeformen.

Ein ebenso dünner Längsschnitt durch denselben Blüthenschaft würde ein weniger deutliches und scheinbar weniger geordnetes Bild ergeben; eine sorgfältige Betrachtung würde aber auch an dem Längsdurchschnitt wieder allseitig geschlossene Kammern von einem Netzwerk fester Wände eingefasst erkennen lassen; nur erscheinen in diesem Fall die Kammern mehr in der Längsrichtung gestreckt, besonders die auf unserer Figur mit *g* bezeichneten, in Form sehr langer enger Schläuche.

Eine sorgfältige Vergleichung der beiden Bilder, nämlich des Quer- und Längsschnittes, führt nun zu dem Resultat, dass die verschiedenen Liniennetze des Längs- und Querschnittes faktisch dadurch hervorgerufen werden, dass in Wirklichkeit allseitig geschlossene Kammern vorhanden sind deren Hohlräume durch feste Wände von einander sich abgrenzen, ganz ähnlich wie die Zimmer in einem großen Gebäude. Der Querschnitt eines Pflanzentheiles entspricht also dem Grundriss eines Gebäudes, der Längsschnitt dem Aufriss desselben.

Abgesehen von denjenigen Algen und Pilzen, die wir früher schon als nicht celluläre Pflanzen kennen gelernt haben, finden wir nun bei allen Pflanzen und Pflanzentheilen diese kammerige Struktur und noch heute bezeichnen wir die einzelnen Kammern mit demselben Ausdruck, den ihr Entdecker Robert Hooke 1867 dafür benutzte, weil ihm die Ähnlichkeit der Kammern mit dem Zellenbau einer Bienenwabe aufgefallen war. Wir werden freilich sehen, dass diese Ähnlichkeit eine äußerst oberflächliche ist, wenn auch immerhin in den Zellen der Pflanzen geradeso wie in denen einer Bienenwabe ein lebender Inhalt sich gestaltet und bildungsfähige Nahrungsstoffe aufbewahrt sind.

Betrachtet man den Längs- oder Querschnitt eines sehr jungen Pflanzentheiles, etwa eines Vegetationspunktes, wie Fig. 72, oder auch den Durchschnitt durch gewöhnliches Holz oder Kork, so bemerkt man leicht, dass alle Zellen allseitig dicht an einander schließen, indem zwischen zwei benachbarten Zellen immer nur eine feste Wandschicht liegt, wie zwischen zwei Zimmern eines Hauses eine einfache Mauer. Ursprünglich ist diese Art des zelligen Baues an jeder cellulären Pflanze vorhanden und entspricht der Entstehung der Zellen während des Wachsthums. Allein sehr häufig kommt es vor, dass im Laufe der weiteren Entwicklung die Kammern theilweise oder ganz von einander weichen, indem die einfachen, ursprünglichen Scheidewände sich mehr oder weniger spalten, jede einzelne Kammer also stellenweise oder an ihrem ganzen Umfang von einer eigenen Wandlamelle umgrenzt wird. Diesen Fall beobachtet man ganz gewöhnlich im Gewebe der grünen Blätter, besonders in der unteren Hälfte der dünnen

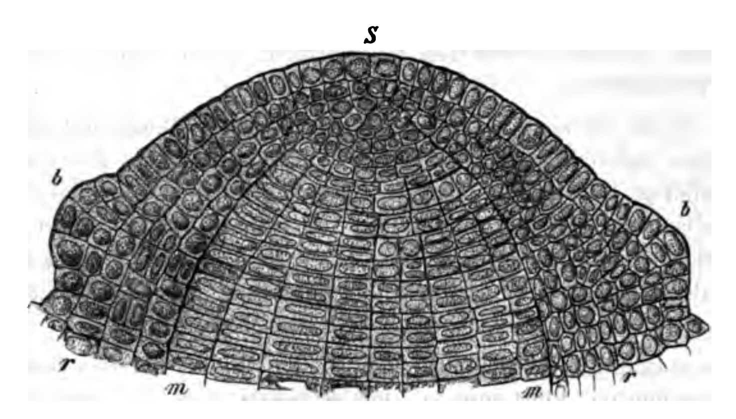


Fig. 72. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer Winterknospe der Edeltanne (Abies pectinata), ungefähr 200 mal vergr. — *s* der Scheitel des Vegetationspunktes, *b b* jüngste Blätter, *r* Rinde, *m* Mark.

Lamelle: die anfangs allseitig zusammenschließenden Zellen sind während des Wachsthums des Blattes auseinander gewichen und hängen nur noch an einzelnen Punkten zusammen. Ebenso ist es z. B. auch in der Samenschale des Kürbis, wovon Fig. 73 einen Querschnitt darstellt; besonders die innere Schicht dieser Samenschale besteht aus Zellen, welche sich nachträglich, indem sie durch Wachsthum mannigfaltig unregelmäßige Formen angenommen, von einander getrennt haben. In solchen Fällen liegen zwischen den selbständig gewordenen Kammern oder Zellen leere Hohlräume, welche als Intercellularräume oder Zwischenzellräume bezeichnet werden. Im gewöhnlichen saftigen Gewebe der Stengel, Wurzeln, Früchte u. s. w. sind diese Intercellularräume verhältnissmäßig sehr klein, indem die ursprünglich allseitig zusammenschließenden Zellen dieser Pflanzentheile nur stellenweise ein wenig auseinander weichen; häufig aber kommt es vor, besonders bei Wasserpflanzen und Sumpfgewächsen, dass die Zellen des

saftigen, großzelligen Gewebes (des Parenchyms) schichtenweise sich von einander absondern, so dass große zellenähnliche Hohlräume entstehen, welche durch einfache Zellenschichten von einander getrennt sind. Ein prachtvolles, auch mit dem unbewaffneten Auge klar wahrnehmbares Beispiel bieten die Blattscheiden der Musaarten in dieser Beziehung dar.

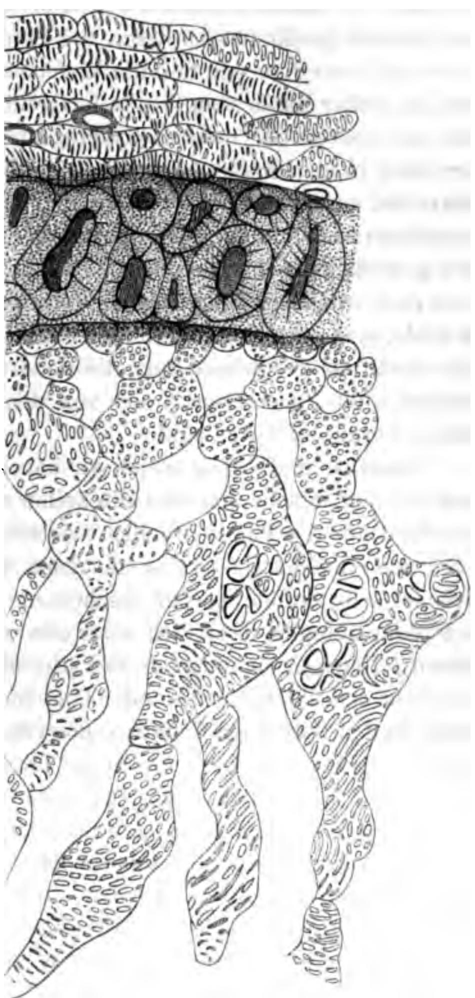


Fig. 73. Theil eines Querschnittes durch die Samenschale des Kürbis.

Diese von selbst während des Wachsthums erfolgende gegenseitige Isolirung der Zellen kann unter Umständen, zumal dann, wenn die Scheidewände dick sind, auch künstlich hervorgerufen werden, entweder durch bloßes anhaltendes Kochen in Wasser oder durch Maceration in einem Gemenge von chlorsaurem Kali mit Salpetersäure oder auch durch langsame Fäulniss. Auch in den Excrementen pflanzenfressender Thiere findet man die unverdauten Zellen durch den Einfluss des Magen- und Darmsaftes häufig von einander vollständig isolirt. In solchen Fällen findet also durch äußere Einwirkung eine Spaltung der ursprünglichen, einfachen Scheidewände benachbarter Pflanzenzellen statt oder es wird eine in den dicken Scheidewänden liegende, dünne Schicht, die sogenannte Mittellamelle, aufgelöst. Aber auch im normalen Verlauf der Vegetation und zwar wenn es sich um die Bildung von Fortpflanzungsorganen handelt, tritt eine vollständige Isolirung von Zellen in der Art ein, dass diese schließlich in Form



Fig. 74. Reifes Pollenkorn von *Cichorium Intybus*, der fast kugelige Körper der Zellhaut ist mit netzartig verbundenen Leisten besetzt, jede derselben trägt kammartig angeordnete Stacheln.

eines mehr oder minder feinen Staubes aus den Fortpflanzungsorganen entleert werden. Aus solchen isolirten Zellen besteht z. B. der Blüthenstaub (Pollen), der aus den geöffneten Antheren der Staubgefäße der Blüthenpflanzen entleert und zuweilen, wie bei den Kiefern und manchen nesselartigen Pflanzen, in großer Masse vom Winde fortgeführt wird. Ganz ähnlich verhalten sich die Sporen der meisten Kryptogamen; der feine, schwere Staub z. B., den man in den Apotheken unter dem Namen Lykopodium kauft, besteht ganz und gar aus solchen Sporen und ebenso kann man aus jeder Mooskapsel ein noch feineres Sporenpulver herausschütteln oder von einem Rasen des gemeinsten Schimmelpilzes (des Penicillium glaucum) wegblasen; legt man den entfalteten Hut eines reifen Hutpilzes mit der Unterseite auf Papier, so findet man nach einigen Stunden ein Bild seiner blätterigen oder röhrigen Unterseite als Staubfigur vor, die dadurch entstanden ist, dass Millionen kleiner Zellen, d. h. Sporen sich von dem Pilz abgelöst haben und auf das Papier heruntergefallen sind.

Zunächst und zumal wenn wir höher entwickelte Pflanzen anatomisch untersuchen, erscheinen also die Zellen als Kammern, als ein Fachwerk in der Substanz des Pflanzentheiles; wir sehen aber, dass diese Kammern sich auch von einander theilweise oder ganz ablösen können, so dass sie schließlich als selbständige Körper erscheinen. Bei manchen Algen und Pilzen, z. B. dem Hefepilz, lösen sich sogar alle während des Wachsthums entstandenen Zellen von einander ab und schließlich will ich auch hier wieder auf die nicht cellulären Pflanzen oder Coeloblasten hinweisen. Wir haben diese schon in den Gattungen Caulerpa, Botrydium, Vaucheria kennen gelernt und gesehen, dass ihre Körpersubstanz nicht in Zellkammern eingetheilt ist. Allein jede solche Pflanze entsteht ursprünglich durch das Wachsthum einer isolirten Zelle, welche später die mannigfaltigsten Formen annehmen kann. Eine erwachsene derartige Pflanze kann also in gewissem Sinne als eine einzige Zelle betrachtet werden, andererseits aber erscheint sie im Vergleich mit den anderen gewöhnlichen Pflanzen als eine nicht celluläre Pflanze, weil bei ihr während des Wachsthums die Kammerbildung, auf welcher die zellige Struktur beruht, unterbleibt.

Schon aus dem bisher Gesagten wird hervorgehen und später wird es noch weiter einleuchten, dass wir uns den zelligen Bau einer Pflanze also nicht etwa in der Weise vorzustellen haben, dass vorher selbständige Zellen sich miteinander vereinigen, um einen Complex zu bilden; dass vielmehr die ursprüngliche Bedeutung der Zellen darin liegt, kleine Theile der wachsenden Pflanzensubstanz zu sein, welche entweder, wie gewöhnlich, untereinander vereinigt bleiben oder sich nachträglich von einander absondern können. Je nachdem man nun die einen oder die anderen Fälle ins Auge fasst, erscheinen die Zellen bald als bloße Kammern und Theile des wachsenden Pflanzenkörpers oder sie erscheinen als selbständige lebendige Wesen, aus denen neue Pflanzen durch Wachsthum entstehen. Es hängt

daher ganz von unserer Betrachtungsweise und von dem Ausgangspunkt unserer Betrachtung ab, ob wir die Zellen als selbständige, sogenannte Elementarorganismen oder bloß als Theile einer vielzelligen Pflanze betrachten wollen.

Unsere bisherige Betrachtung der Zellen galt vorwiegend ihrer äußeren Umgrenzung, welche durch die feste Zellwand oder Zellhaut gegeben ist und bei einer cellulären größeren Pflanze bilden diese Wände oder Häute das feste Gerüst, innerhalb dessen in den Zellkammern und zum Theil in den Gerüstwänden selbst die flüssigen Säfte sich bewegen und alle sonstigen Stoffe der Pflanze enthalten sind. Es kommt nun darauf an, uns zunächst mit den Dingen näher bekannt zu machen, welche in den Kammern, in den Zellen, enthalten sind. In sehr vielen Fällen, z. B. wenn wir gewöhnliches Holz oder Kork und Borke oder auch altes trocken gewordenes Mark aus Sprossaxen (z. B. Hollundermark) oder das Gewebe abgefallener Blätter u. s. w. untersuchen, finden wir die Zellkammern leer, d. h. sie enthalten entweder bloß Luft oder allenfalls klares Wasser oder einige Körnchen; so ist es auch bei den Samenschalen und trockenen Fruchtschalen. Wir haben uns gewöhnt, solche Pflanzentheile als todte oder abgestorbene zu betrachten, denn die Erfahrung lehrt ausnahmslos, dass, wenn die Zellkammern in der angegebenen Weise leer sind, die betreffenden Pflanzentheile nicht mehr wachsen, dass in ihnen kein Stoffwechsel mehr stattfindet, dass auch keine neuen Zellen in ihnen gebildet werden; sie sind in dieser Beziehung unthätig, physiologisch todt, können aber trotzdem für den gesammten Haushalt der Pflanze von größtem Nutzen sein, wie wir das später bezüglich des Holzes, der elastischen Fasern und des Korkes genauer kennen lernen werden. Es ist übrigens eine Eigenthümlichkeit der höher entwickelten Pflanzen, zumal der sogenannten Gefäßpflanzen, dass in ihnen Massen solcher abgestorbenen, aber dem Leben dienenden Zellen sich anhäufen. Bei den Moosen, Algen und Pilzen tritt dies nur gelegentlich ein. In jeder lebenden Pflanze finden sich aber Schichten, Stränge und sonstige Massen lebender Zellen, d. h. solcher, an denen weiteres Wachsthum, Zellvermehrung, chemische Lebensprocesse stattfinden. Bei den hochorganisirten Pflanzen ist es die saftige Rinde älterer Theile, sind es saftige Sprossaxen und Blätter, die Vegetationspunkte der Sprosse und Wurzeln, die Blüthen, unreifen Früchte und Samen, welche aus solchen lebenden Zellen bestehen. Bei Moosen, Algen und Pilzen ist gewöhnlich der ganze lebende Pflanzenkörper aus ihnen zusammengesetzt.

Betrachtet man nun den in den Zellkammern vorhandenen Inhalt an solchen im engeren Sinn des Wortes lebenden Pflanzentheilen, so kann derselbe äußerst mannigfaltig sein: man findet ganz gewöhnlich neben einer wässerigen Flüssigkeit, dem Zellsaft, mehr oder minder zahlreiche Stärkekörner, häufig sind Fetttropfen, kleine Krystalle, in reifem Samen sogenannte Aleuronkörner vorhanden; in grünen Blättern und anderen grünen Pflanzen-

suchung, dass in dem Protoplasma immer noch mineralische Bestandtheile enthalten sind, welche nach der Verbrennung desselben als unverbrennliche Asche übrig bleiben, eine Reihe von Salzen, in denen Alkalien, Kalk, Magnesia, Phosphorsäure und Schwefelsäure vorherrschen. Schon insofern also erscheint das Protoplasma als ein Gemenge zahlreicher chemischer Verbindungen und wir haben zudem Ursache zu glauben, dass mit den Lebensvorgängen in demselben beständig chemische Umsetzungen verbunden sind, deren Produkte wenigstens zeitweilig zwischen den Molekülen des Protoplasmas sich aufhalten. Die hier beschriebene Substanz des Protoplasmas erscheint dem mikroskopisch bewaffneten Auge selbst bei sehr starker Vergrößerung durchaus homogen; in lebhaft vegetirenden Zellen aber ist diese in sich gleichartige, durchsichtige Substanz von sehr zahlreichen, kleinen, selbst bei stärkster Vergrößerung punktförmig erscheinenden Körnchen (Mikrosomen) durchsät, deren wahre Natur in chemischer Beziehung und deren Bedeutung für das Leben des Protoplasmas noch immer zweifelhaft ist, obgleich wir als wahrscheinlich annehmen dürfen, dass es sehr fein zertheilte Nahrungsstoffe sind, welche bei den Lebensvorgängen des Protoplasmas verbraucht werden.

Im Gewebe der Vegetationspunkte und Embryonen erfüllt das Protoplasma gewöhnlich den gesammten, von den dünnen Zellwänden umschlossenen Raum, den es nur noch mit dem verhältnissmässig großen Zellkern theilt (vergl. Fig. 72). Wie die Figur 75 darstellt, nimmt das Protoplasma jedoch mit dem Wachsthum der Zellen verschiedene Formen an. Indem die Zellen größer werden, vermehrt sich nicht in gleichem Maße das Protoplasma, sondern es bilden sich in ihm Hohlräume, welche mit Flüssigkeit d. h. mit Zellsaft erfüllt sind; das Protoplasma selbst nimmt dabei die Form netzartig verbundener Platten und Fäden an, welche von einem centralen, den Zellenkern umschließenden Klumpen nach dem Umfang der Zelle hin ausstrahlen, um dort in eine mehr oder minder dünne Schicht des Protoplasmas überzugehen, welches hier wie ein hohler Sack der Zellwand anliegt. Je mehr sich die Zellen mit fortschreitendem Wachsthum vergrößern,

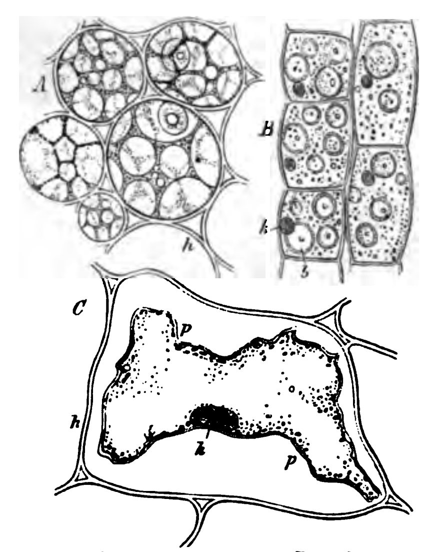


Fig. 76. Formen des in Zellen enthaltenen Protoplasma. *A* und *B* von *Zea Mais*; *A* Zellen aus der ersten Blattscheide einer Keimpflanze, *B* aus dem ersten Internodium derselben. *C* aus der Knolle von *Helianthus tuberosus*, nach Einwirkung von Jod und verdünnter Schwefelsäure. — *h* Zellhaut, *k* Zellkern, *p* Protoplasma.

desto größer werden auch die Safträume im Protoplasma, bis von diesem sehr häufig überhaupt nur eine dünne, der Zellwand anliegende Lamelle, etwa so wie eine Tapete an einer Zimmerwand, übrig bleibt. Die Streckung der Zellen, wie man sieht, ist wesentlich mit Wasseraufnahme ohne entsprechende Vermehrung des Protoplasmas verbunden. In sehr saftigen Pflanzentheilen ist es daher gar nicht so leicht, das Protoplasma überhaupt mikroskopisch zu sehen: in den großen Parenchymzellen der Wurzelrinde, des Markes und der Rinde vegetirender Sprosse, in Blättern und Früchten u.s.w. bedarf es oft besonderer Untersuchungsmethoden, um den äußerst dünnen Protoplasmaschlauch, welcher den großen Saftraum der Zelle umgiebt und der Zellwand dicht anliegt, zur Anschauung zu bringen. Am besten gelingt dies durch verschiedene Contractionsmittel z. B. verdünnte Jodlösung, Alkohol, Glycerin u.s.w., durch welche das Protoplasma getödtet und veranlasst wird, sich von der Zellwand in Form einer zuweilen äusserst dünnen Haut abzuheben.



Fig. 77. Sternhaar auf dem Kelch der jungen Blüthenknospe von Althaea rosea.

Doch geschieht es häufig, dass bei lebhaftem Wachsthum der Zellen, also bei namhafter Vergrößerung des inneren Raumes derselben, auch das Protoplasma kräftig ernährt und in seiner Masse vermehrt wird. In solchen Fällen findet man auch in großen Zellen namhaftere Quantitäten von Protoplasma, die dann gewöhnlich so vertheilt sind, dass eine mehr oder minder dicke Schicht desselben die Innenseite der Zellwand überzieht, während ein mehr oder minder massiver Klumpen den Zellkern umhüllt, von welchem aus Fäden oder Bänder des Protoplasmas nach der Wand hin ausstrahlen. Ganz besonders leicht ist diese Form des Protoplasmas in den Haaren auf der Epidermis sehr vieler Pflanzen ohne Störung ihres Lebens unter

dem Mikroskop wahrzunehmen. Beobachtet man nun in solchen Fällen eine lebende Zelle aufmerksam und während längerer Zeit, so sieht man die Substanz des Protoplasmas in beständiger Bewegung: eine der merkwürdigsten Erscheinungen, welche unmittelbar die im Protoplasma stattfindenden inneren Störungen des Gleichgewichtes erkennen läßt. Diese Bewegungen werden besonders durch die feinen oder gröberen Körnchen sichtbar, welche in dem Protoplasma vertheilt sind. Man sieht, wie dieselben von der Zellwand aus in den Protoplasmasträngen gegen den Zellkern hinwandern, von dort aus durch andere oder an denselben Strängen zur Wandschicht zurückkehren und in dieser weiter fortgleiten, um eher oder später wieder durch andere Plasmafäden nach dem Kerne hingeführt zu werden und von dort aus zurückzukehren. Bei manchen Wasserpflanzen ist die Bewegung des Protoplasmas einfacher, dasselbe bildet eine verhält-

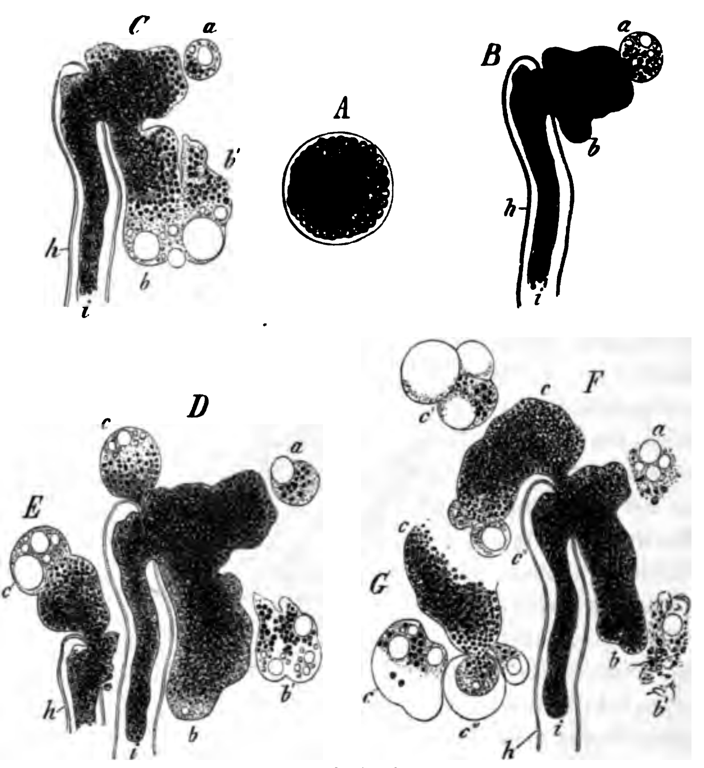


Fig. 78. *B* bis *G* Protoplasma aus einem verletzten Schlauch von *Vaucheria terrestris* langsam in Wasser austretend in verschiedenen auf einander folgenden Zuständen, in Zwischenräumen von etwa 5 Minuten. *h* die Zellhaut des zerrissenen Schlauches; *i* der noch im Schlauch befindliche Theil des Protoplasmas; *a* in *B*, *C*, *D*, *F* eine sich abtrennende Protoplasmakugel, Vacuolen bildend, dann zerfließend (in *F*); *b* ein Zweig des Protoplasmas, der die Masse *b'* absondert, diese in *D* isolirt, in *F* zerflossen; *c* und *c'* verhält sich ähnlich; *G* zeigt die weiteren Veränderungen des Theiles *c''* in *F*. — *A* ein frisch ausgetretener Protoplasmaklumpen, sphärisch gerundet, die Chlorophyllkörner liegen sämmtlich innen, hyalines Protoplasma umhüllt das Ganze als Hautschicht.

nissmäßig dicke Schicht auf der Innenseite der Zellwand, ist sehr wasserreich, daher einer Flüssigkeit ähnlich und bewegt sich wie ein fluthender

Strom längs der Zellwand hin, indem es den Zellkern und die Chlorophyllkörner, auch gelegentlich kleine Krystalle von Calciumoxalat, mit sich fortschwemmt. Man hat diese Form der Bewegung als Rotation des Protoplasmas von der zuerst beschriebenen, als Cirkulation bezeichneten, unterschieden.

Indessen sind Cirkulation und Rotation nur besondere Formen der Protoplasmabewegung innerhalb geschlossener Zellen. Oeffnet man unter dem Mikroskop protoplasmareiche Zellen, besonders solche von coeloblastischen Algen, so quillt das Protoplasma aus der geöffneten Zellhaut in Form einer teigigen Masse heraus, die nun die mannigfaltigsten Formen annehmen kann, Formen, die keineswegs nur die eines zähflüssigen Körpers sind, sondern durch innere dem Protoplasma eigenthümliche Bewegungen hervorgerufen werden; ein Beispiel dieser Art ist durch unsere Fig. 78 versinnlicht. Ich will gleich hier die merkwürdige Thatsache verzeichnen, dass abgetrennte Stücke des ausgeflossenen Protoplasmas, wenn sie nur einen oder einige Zellkerne enthalten, sich nach einiger Zeit mit einer Zellhaut umgeben, fortwachsen und eine neue Pflanze bilden können. So ist es nicht nur bei der durch unsere Figur repräsentirten Vaucheria, sondern nach SCHMITZ auch bei einigen anderen, nicht cellulären Algen (Siphonocladium und Valonia). Was in solchen Fällen durch zufällige äußere Eingriffe geschieht, macht sich in ähnlicher Weise bei der Fortpflanzung sehr vieler Algen geltend, indem entweder der gesammte Protoplasmakörper ihrer Zellen sich von der umgebenden Wand ablöst und durch eine Öffnung derselben austritt, oder indem der Protoplasmakörper zunächst in eine größere Zahl einzelner kernhaltiger Portionen sich auflöst, die dann aus der Mutterzellhaut ausgestossen werden. Derartige freigewordene Protoplasmakörper, die Schwärmsporen der Algen, sind mit mehr oder minder feinen Cilien besetzt, mit deren Hilfe sie im Wasser ähnlich wie Infusorien herumschwimmen, bis sie sich irgendwo festsetzen, mit einer Zellhaut umgeben und zu wachsen beginnen. Die Bewegung derartiger, gewöhnlich eirund geformter, Protoplasmakörper ist eine zweifache: sie drehen sich um ihre Axe und schreiten dabei im Wasser vorwärts, eine Bewegung ähnlich der eines Planeten im Weltraume oder der eines Geschosses, welches aus einem gezogenen Kanonenrohr abgeschossen worden ist.

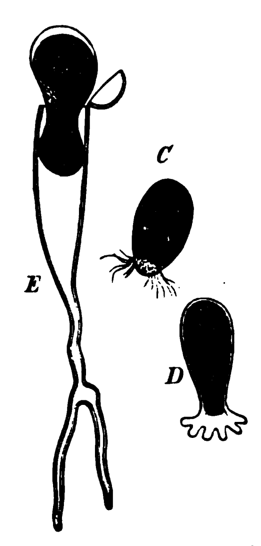


Fig. 79. *C* Schwärmspore eines Oedogonium, frei, in Bewegung; *D* dieselbe, nachdem sie sich festgesetzt und die Haftscheide gebildet hat; *E* Austritt des gesammten Protoplasmas einer Keimpflanze von Oedogonium in Form einer Schwärmspore (350). Nach PRINGSHEIM: Jahrb. f. wiss. Bot. I. Taf. 1.

Zu den merkwürdigsten Erscheinungen im Leben des Protoplasmas gehören diejenigen Vorgänge, welche man bei einer Abtheilung der Pilze, den Myxomyceten, beobachtet. Während ihres vegetativen Zustandes, solange sie noch nicht zur Bildung der Sporen übergehen, bestehen diese Organismen ganz und gar aus nacktem, d. h. nicht von einer Zellhaut umgebenen Protoplasma, welches zuweilen in großen Quantitäten aus dem ernährenden Substrat (Laub oder Lohe) an die Oberfläche hervorkriecht und stundenlang als sogenanntes Plasmodium in lebhafter Ortsbewegung sich befindet. Am leichtesten ist diese Erscheinung an der sogenannten Lohblüthe zu beobachten. An feuchten, schwülen Sommermorgen quillt aus alter Gerberlohe an Ort und Stelle oder wo diese in Gewächshäusern und Mistbeeten als Grund verwendet ist, eine lebhaft gelbe, scheinbar flüssige Substanz hervor, die sich in Form großer, zuweilen pfundschwerer, einige Centimeter dicker Fladen ansammelt, deren Oberfläche bald glatt, bald mit

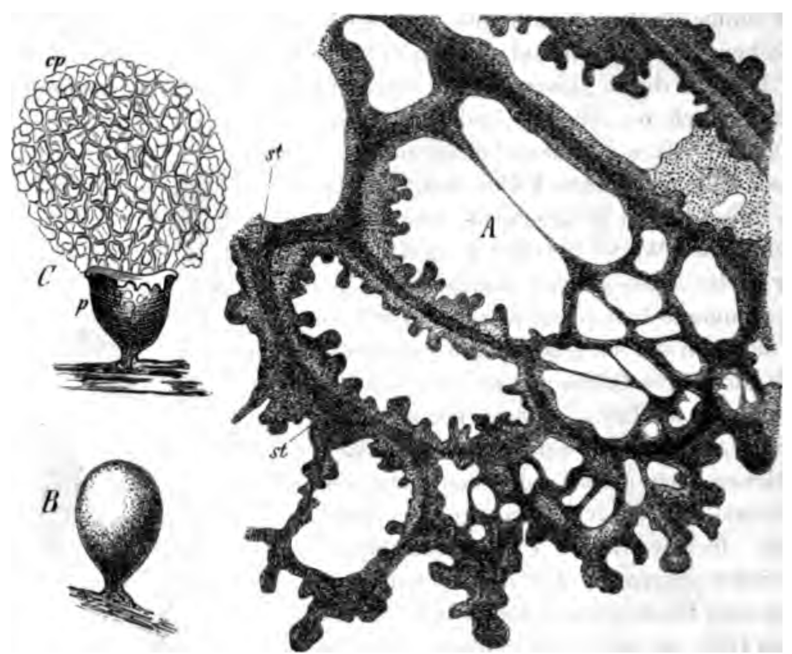


Fig. 80. *A* Plasmodium von Didymium leucopus (nach CIENKOWSKY, 350mal vergr.). — *B* eine noch geschlossene Frucht von Arcyria incarnata, *C* eine solche nach Zerreissung der Wand *p* und Ausdehnung des Capillitiums *cp* (nach DE BARY, 20mal vergr.).

zahlreich verzweigten Auswüchsen bedeckt ist. In Gewächshäusern geschieht es wohl, dass dieselbe Substanz (das Aethalium septicum) in Form dünner Fäden an Pflanzenstämmen hinaufkriecht, bis einen Meter hoch und mehr und oben auf großen Blättern als handgroße, dicke Fladen sich ansammelt. Nimmt man früh Morgens größere Quantitäten von Lohe, in welcher bereits die gelben Aethalium-Klümpchen zu erkennen sind, auf eine Schüssel, bedeckt diese mit einer Glasglocke und lässt sie im Zimmer stehen,

so können die Bewegungen des Aethaliums tagelang beobachtet werden: zuweilen kriecht es über den Schüsselrand auf den Tisch und auf diesem weiter hin, Fäden und breite Fladen mit welliger oder moosartiger Oberfläche bildend, bis es endlich erstarrt und in unzählige kleine Zellen sich auflöst. Setzt man in die das Aethalium bereits enthaltende Lohe nasse Glasscheiben vertical ein, so kriecht das Aethalium auf diesen empor, und indem man sie unter das Mikroskop bringt, kann Form und Bewegung der Substanz genauer beobachtet werden (Fig. 80). Es bleibt gar kein Zweifel, dass man es hier mit einem Gebilde zu thun hat, welches dem cirkulirenden Protoplasma in lebenden Pflanzenzellen durchaus gleicht, nur ist seine Masse eine verhältnissmäßig außerordentlich große.

Neben der inneren Beweglichkeit dieser freien Protoplasmamassen, durch welche dieselben aufwärts zu kriechen im Stande sind, bieten sie die auffallende Erscheinung dar, dass sie eher oder später, wenn die lebhafte äußere Bewegung aufhört, bestimmte, oft höchst charakteristische Formen z.B. die von Hutpilzen u. dgl. annehmen und in dieser Form sodann erstarren, indem sich an der Oberfläche, zum Theil auch im Innern feste Substanzen ausscheiden, während das Übrige in unzählige, runde Zellen zerfällt. Das Plasmodium der Myxomyceten kann als das einfachste Schema einer wachsenden Pflanze betrachtet werden, einer Pflanze, welche während ihres Wachsthums gar keine Zellwände erzeugt, nicht einmal an ihrem äußeren Umfang, dabei aber im Stande ist, gewisse, wenn auch einfache und charakteristische, Formen anzunehmen. Von diesen Gestaltungsverhältnissen der Plasmodien bis zu den Wachsthumsvorgängen der Coeloblasten oder nicht cellulären Algen und Pilze ist im Grunde nur ein Schritt; denken wir uns nämlich ein Plasmodium von einer Zellhaut äußerlich umgeben, ohne dass die letztere den Gestaltungsvorgang des Protoplasmakörpers wesentlich hindert, so haben wir ungefähr denselben Vorgang wie bei dem Wachsthum eines Plasmodiums, nur mit dem Unterschied, dass eben durch die feste äußere Haut eine größere Unabhängigkeit von der Außenwelt und eine größere Selbständigkeit der Gestaltungsvorgänge erzielt wird. Denken wir uns ferner innerhalb eines Coeloblasten, etwa einer Caulerpa, Vaucheria, Bryopsis u. s. w. mit fortschreitendem



Fig. 81. Didymium farinaceum ein Myxomycet. Das ganze Gebilde besteht anfangs aus Protoplasma, aus welchem später das hier dargestellte feste Gebäude ausgeschieden wird, während der Rest innerhalb des Hutes in Sporen zerfällt (nach ROSTAFINSKI). — Die sternförmigen Körper auf dem Hut sind Krystalle.

Wachsthum eine im Innern stattfindende Zerklüftung der Protoplasmamasse durch quer und längs gestellte Scheidewände, so bekommen wir eine gewöhnliche, aus Zellkammern bestehende Pflanze. Der weitere Verfolg unserer Darstellung wird zeigen, dass in der That die gewöhnliche Pflanzenstruktur nach diesem Schema aufgefasst werden kann; im Grunde ist jede noch so hoch organisirte Pflanze ein in sich zusammenhängender Protoplasmakörper, der nach außen hin von einer Zellwand umkleidet, innerlich von zahllosen Quer- und Längswänden durchsetzt, fortwächst, und es scheint, dass je kräftiger diese Kammerung und Wandbildung mit der Ernährung des Protoplasmas einhergeht, auch die gesammte Organisation eine um so höhere Ausbildung erfährt. Es ist vielleicht unmöglich, die Bedeutung des Protoplasmas für das Pflanzenleben auf andere Weise, als es hier geschieht, ebenso klar zu machen, obgleich es dem mit der Sache noch nicht Vertrauten gewiss nicht leicht werden kann, den wahren Sinn des hier Mitgetheilten aufzufassen; trotzdem war es ein genialer Gedanke HOFMEISTERS, die scheinbar kriechenden Bewegungen der Plasmodien der Myxomyceten und ihre späteren Umformungen zu Fruchtkörpern als das einfachste Schema des Wachsthums auch für höher organisirte Pflanzen hinzustellen.

Trotz der inneren Beweglichkeit und der scheinbar teigigen oder schleimigen Consistenz lässt das Protoplasma zuweilen außer der schon beschriebenen gröberen Struktur auch noch eine feinere, nur bei starken Vergrößerungen wahrnehmbare Organisation erkennen. Diese besteht in netzartig verbundenen Fädchen oder in einem System sehr kleiner Kammern, deren Wände relativ fester, deren Inhalt mehr flüssig zu sein scheint; doch ist bis jetzt über diese feinste Struktur noch wenig Sicheres bekannt.

Als einen Bestandtheil des Protoplasmas dürfen wir die **Chlorophyllkörper** betrachten, die gewöhnlich in Form von rundlichen oder polygonalen, körnerähnlichen Gebilden von weicher Consistenz, bei manchen niederen Algen auch in Form von ebenso beschaffenen Bändern oder Platten auftreten. Die Chlorophyllkörper, gleichgiltig, welche Form sie besitzen, liegen immer in der Substanz des Protoplasmas eingebettet und meist in einer mittleren Schicht des wandständigen Protoplasmas, so dass sie von der Zellwand selbst ebenso wie von dem Saftraum der Zelle durch eine Schicht von farblosem Protoplasma getrennt sind. Bringt man chlorophyllhaltige Pflanzentheile in starken Alkohol, so löst sich der grüne Farbstoff im letzteren auf und ertheilt ihm eine prachtvolle Färbung, welche im durchfallenden Licht grün, im reflektirten Sonnenlicht aber blutroth erscheint. Dieser durch seine eben angedeutete Fluorescenz und andere optisch merkwürdige Eigenschaften ausgezeichnete grüne Farbstoff ist jedoch bezüglich seiner Masse nur ein sehr kleiner Theil der Chlorophyllkörner: in den mit Alkohol entrahirten Zellen findet man die letzteren nämlich noch in ihrer ursprünglichen Größe und Form, aber nunmehr farblos geworden, vor. Man erkennt leicht, dass die eigentliche Substanz der Chlorophyllkörner eine an sich

farblose Masse ist, welche ganz oder theilweise mit dem Farbstoff homogen durchtränkt war. Die nach der Extraktion zurückgebliebene farblose Grundmasse zeigt chemischen Reaktionen gegenüber die wesentlichen Eigenschaften der Eiweißsubstanzen und die Entstehung der Chlorophyllkörner in jungen Zellen, sowie die Thatsache, dass bei manchen niederen Pflanzen der gesammte Protoplasmakörper einer Zelle oder der größte Theil desselben sich wie ein Chlorophyllkörper verhält, lässt keinen Zweifel darüber, dass ein Chlorophyllkorn in der Hauptsache ein mit Chlorophyllfarbstoff tingirter Theil des Protoplasmas ist. Dies hindert jedoch nicht, dass sich die Chlorophyllkörner in mancher Beziehung wie individuelle, selbständische Organismen innerhalb des Protoplasmas benehmen: sie können nämlich nicht bloß wachsen und unter Umständen ihre Form verändern, sondern sie theilen sich auch, indem sie sich in der Mitte einschnüren, bis die zwei Hälften gänzlich aus einander treten. Durch solche Zweitheilungen, welche in den Blättern der Moose, in den Zellen der Characeen, in den Prothallien der Farnkräuter leicht aufzufinden und zu verfolgen sind, aber auch sonst im Pflanzenreich sehr gewöhnlich vorzukommen scheinen, vermehrt sich die Zahl der Chlorophyllkörner ungefähr proportional der Flächenzunahme der wachsenden Zellhaut.

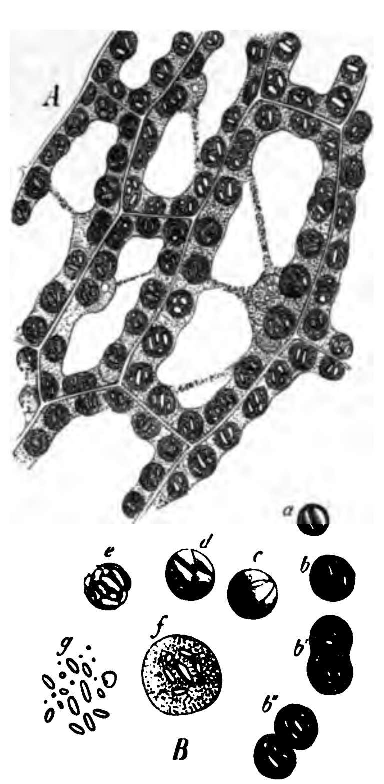


Fig. 82. Funaria hygrometrica (ein Laubmoos). A Zellen eines Blattes mit Protoplasma und in diesem liegende Chlorophyllkörner. B Chlorophyllkörner mit ihren Stärke-Einschlüssen, b b' b'' in Theilung begriffenes Chlorophyllkorn; f g Chlorophyllkorn durch Wasser zersetzt.

Es mag anderen Gelegenheiten vorbehalten bleiben, auf die angedeuteten Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes, noch mehr auf die großartige Rolle, welche die Chlorophyllkörper als Assimilationsorgane im Pflanzenreich spielen und schließlich auf die gewöhnlich in Folge der Assimilation in ihnen entstehenden kleinen Stärkekörnchen einzugehen. Hier sollte nur vorläufig das Nothwendigste über die äußere Erscheinung der Chlorophyllkörper mitgetheilt werden.

Der **Zellkern** kommt, wie schon erwähnt, in den gewöhnlichen Zellen der höheren Pflanzen regelmäßig nur einzeln in einer Zelle vor, bei sehr langgestreckten, schlauchförmigen Zellen derselben, in den Milchsaftschläu-

chen und Bastzellen dagegen in größerer Zahl und bei Algen und Pilzen ist es, wenn die Zellen geräumig oder sehr lang sind, ein gewöhnlicher Fall, dass zwei, mehrere oder selbst Hunderte und Tausende von Zellkernen, die dann gewöhnlich sehr klein und schwer zu beobachten sind, in einer Zelle vorkommen [1]). Seinem ganzen Verhalten nach kann der Zellkern immer als ein besonders individualisirter und substantiell etwas verschiedener Theil des Protoplasmas betrachtet werden, gegen welches sich derselbe gewöhnlich scharf abgrenzt und zwar in Form einer kugeligen oder eiförmigen, später oft linsenförmigen, selten in Form einer mehr bandartigen oder wurmähnlichen Masse. In älteren aber lebenden, kräftigen Zellen erscheint er gewöhnlich in Form einer Blase oder einer mit körniger Substanz gefüllten Kugel, in welcher fast immer ein sogenanntes Kernkörperchen oder auch zwei und selbst mehrere solche wahrzunehmen sind. Soweit die in neuerer Zeit wieder recht lebhaft gewordene Diskussion über die Natur des Zellkerns ein Urtheil gestattet, besteht derselbe aus zweierlei Substanzen: die Hauptmasse, eine wasserreiche, eiweißartige Substanz, unterscheidet sich, wie es scheint, nicht sehr wesentlich von dem umgebenden Protoplasma. Innerhalb derselben ist jedoch noch eine zweite Substanz in Form von Körnchen oder Fäden vorhanden, welche nach gewissen Angaben durch einen Gehalt an Phosphor sich auszeichnet [2]) und ganz besonders dann, wenn bei beginnender Zelltheilung der Zellkern selbst seine Theilung vorbereitet, in bestimmterer Form hervortritt. Diese zwei Substanzen können vielleicht am zweckmäßigsten durch die Bezeichnungen: Kernplasma und Nuclein

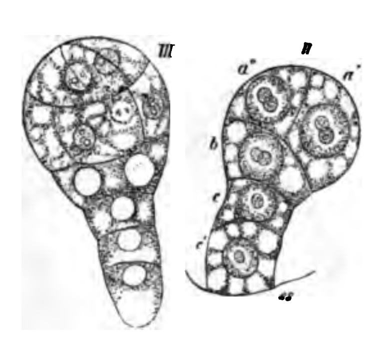
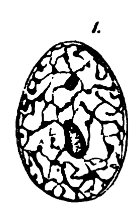


Fig. 83. Embryonen im Embryosack von *Allium Cepa*; enthalten sehr grosse Zellkerne mit je zwei Kernkörperchen.





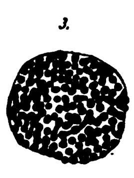


Fig. 84. Zellkerne von Nothoscordon fragrans nach FLEMMING; 1 ruhender Kern, 2 das Nuclein des Kerns in einen Fadenknäuel geordnet; 3 optischer Durchschnitt des Fadenknäuels, wobei scheinbar nur Körner zu sehen sind.

unterschieden werden. Das letztere zeichnet sich besonders dadurch aus, dass es mit Färbungsmitteln, ganz besonders aber mit Haematoxylin sich rascher und tiefer färbt als das Kernplasma, weshalb dieses Reagens auch

geeignet ist, in solchen Zellen, wo man früher gar keine Kerne wahrnahm, dieselben und zwar gewöhnlich in sehr großer Zahl kenntlich zu machen. In den größeren, ausgewachsenen Zellen höherer Pflanzen erscheint der Zellkern gewöhnlich als eine träge, in protoplasmaarmen Zellen gewöhnlich an der Wand liegende Masse. Seine hervorragende Bedeutung wird dagegen in zwei Fällen klar: zunächst in den Vegetationspunkten (wie Fig. 72), wo die Zellkerne den Raum der ohnehin kleinen Zellen fast ganz ausfüllen, so also, dass die Masse eines Vegetationspunktes zum sehr großen Theil in der That aus Zellkernsubstanz besteht. Noch auffallender aber tritt der Zellkern als ein wesentliches Element der Zelle bei der Zellbildung selbst hervor; es erfolgt während dieser Zeit eine bestimmtere Trennung seiner beiden Bestandtheile, des Kernplasmas und des Nucleins, worauf ich später zurückkommen werde.

Der dritte wesentliche Bestandtheil einer Pflanzenzelle, die Zellhaut oder **Zellwand**, bildet wie schon erwähnt, die äußere feste Grenze der Zelle. In ihrem primitiven Zustand besteht sie aus einer besonderen chemischen Verbindung, der Cellulose oder dem Zellstoff, welche aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff zusammengesetzt ist. Diese Substanz ist durch ihre große Resistenz gegen die verschiedensten chemischen Lösungsmittel ausgezeichnet und für die Pflanze kommt vorwiegend ihre außerordentliche Festigkeit und Elasticität in Betracht. Die scharfe Zeichnung und prägnante Form der Pflanzentheile, ihre große Festigkeit bei verhältnissmäßig enorm großem Wassergehalt beruht wesentlich auf dieser Eigenschaft der Cellulose. Indessen bestehen nur die sehr dünnen Zellhäute innerhalb der jungen Pflanzentheile und vielleicht im älteren Parenchym aus reiner Cellulose, die wir uns übrigens immer mit Wasser und unverbrennlichen, mineralischen Substanzen gemengt zu denken haben. Mit zunehmendem Alter und je nach der physiologischen Aufgabe, welche die betreffenden Zellen im Leben der Pflanzen zu erfüllen haben, verändert sich jedoch sowohl das chemische wie das physikalische Verhalten der Zellwand. In der großen Mannigfaltigkeit, die auch hier anzutreffen ist, können vorwiegend drei Fälle als besonders

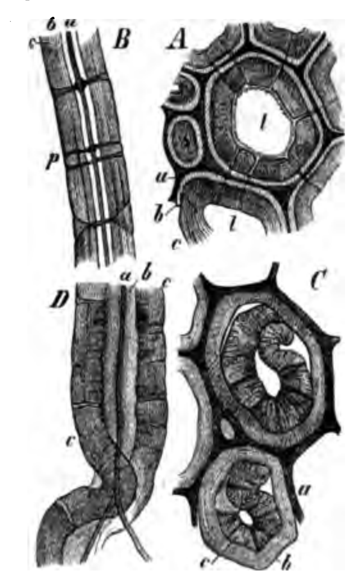


Fig. 85. Pteris aquilina, Struktur des braunwandigen Sklerenchyms im Stamm (550). *A* frischer dünner Querschnitt, *B* die Längswand zwischen zwei Zellen, frisch (am unteren Ende ein gewundener Tüpfelkanal); *C* Querschnitt in concentr. Schwefelsäure; *D* Längsschnitt der Wandung in Schwefelsäure; *a* die mittlere Lamelle der Wand, *b* zweite Schale, *c* dritte, innere Schale der Haut; *p* Porenkanäle, *l* Lumen der Zelle.

häufig vorkommende Metamorphosen der Zellwandsubstanz unterschieden werden: nämlich die Verholzung, die Verkorkung und die Verschleimung. Die Verholzung, welche wir in typischer Form bei den leeren Zellen des gewöhnlichen Holzes, aber auch in vielen anderen Fällen vorfinden, ist gewöhnlich mit einer starken Verdickung der sonst sehr dünnen Zelwände verbunden. Sie wird verursacht durch die Beimischung einer besonderen chemischen Verbindung, welche in Kalilauge und ebenso in einem Gemenge von chlorsaurem Kali und Salpetersäure löslich ist, mit Jodlösung und verschiedenen anderen Substanzen lebhafte Färbungen der verholzten Zellwand, z. B. mit schwefelsaurem Anilin lebhafte Gelbfärbung u. s. w. hervorruft. Diese Verholzungssubstanz, das sogenannte Xylogen, ist es offenbar, durch welche die ganz specifisch eigenthümlichen Eigenschaften verholzter Zellwände verursacht werden. Sie zeichnen sich vor Allem durch ihre große Härte und Elasticität aus, dadurch dass sie verhältnissmäßig nur wenig Wasser in sich aufnehmen, dementsprechend bei Durchfeuchtung nur wenig an Volumen gewinnen, beim Austrocknen also auch nur wenig an Volumen verlieren — Eigenschaften, auf denen ganz vorwiegend der unendlich mannigfaltige Gebrauch des Holzes in der Technik beruht, die aber ebenso für das Pflanzenleben selbst in Betracht kommen. Zu den hervorragendsten Eigenschaften verholzter Zellwände, auf die ich übrigens später noch ausführlich zurückkommen werde, gehört ihre Befähigung, das imbibirte Wasser mit Leichtigkeit zwischen den Molekülen der Substanz sich bewegen zu lassen, worauf, wie wir sehen werden, die physiologische Bedeutung des Holzes als wasserleitendes Organ bei transpirirenden Landpflanzen beruht. Wird das Xylogen durch geeignete Lösungsmittel aus der Zellwand extrahirt, so bleibt von derselben ein Skelet von gleicher Form zurück, welches dann die gewöhnlichen Reaktionen des Zellstoffes erkennen lässt.

Gewissermaßen den Gegensatz zur Verholzung der Zellwände bildet die Verkorkung derselben, die darin besteht, das in der Grundlage von Zellstoff eine andere Substanz, das Suberin oder der Korkstoff, sich einlagert. Solche verkorkte Zellwände, aus denen der gewöhnliche Flaschenkork, die Schale der Kartoffeln, die äußere Rinde oder das Periderma der meisten jüngeren Baumzweige u. s. w. besteht, können ziemlich dick sein, gewöhnlich sind sie aber verhältnissmäßig dünn, worauf zum Theil die Compressibilität des gewöhnlichen Korkes beruht. Das Suberin, neben welchem sich oft noch beträchtliche Einlagerungen von Kieselsäure und anderen mineralischen Substanzen befinden, ertheilt der Zellwand die Eigenschaft, Wasser nur in sehr geringer Quantität aufsaugen zu können, Wasserdämpfe und andere Gase mit großer Energie am Durchtritt durch die Zellwände zu verhindern; mit einem Wort: die verkorkten Zellen haben im Wesentlichen die Eigenschaften, denen der gewöhnliche Flaschenkork seine vielfältige Verwendung verdankt, weil er die Dämpfe

von Flüssigkeiten nur äußerst langsam durch sich hindurchtreten lässt. Desshalb umgiebt sich auch jeder Pflanzentheil, dessen Säfte gegen Verdunstung geschützt werden sollen, mit verkorktem Zellgewebe, so z. B. die Stämme und älteren Äste der Holzpflanzen, in deren Holz die Wasserströmung sich bewegt.

Ebenso ist die äußere Seite der Blätter und jungen Sprossaxen mit einem gewöhnlich äußerst dünnen Häutchen, der sogenannten Cuticula, überzogen, dessen Substanz alle wesentlichen Eigenschaften verkorkter Zellwände besitzt. Während die Verholzung die Zellwände vorwiegend hart und fest macht, gewinnen sie durch die Verkorkung an Dehnbarkeit und Elasticität.

Die dritte Form der häufiger vorkommenden Metamorphosen der Zellwände, die Verschleimung derselben, besteht in einer chemischen Veränderung des Zellstoffes, der durch dieselbe die Eigenschaft gewinnt, in Berührung mit Wasser große Quantitäten desselben in sich aufzunehmen und dementsprechend aufzuquellen, in manchen Fällen so stark, dass das Volumen durch Quellung um das hundert- und mehrfache vermehrt wird. Je nachdem diese Eigenschaft mehr oder weniger ausgebildet ist, macht sich die Verschleimung der Zellwände in einer mehr oder weniger gallertartigen Beschaffenheit geltend oder sie werden geradezu in einen flüssigen Schleim mit Wasser verwandelt und als eine weiter fortgeschrittene Metamorphose können wir die Bildung von Bassorin und endlich die in lösliches arabisches Gummi betrachten. Diese Verschleimung der Zellwände kann unter Umständen als ein krankhafter Vorgang auftreten, so z. B. bei der Gummibildung der Pflaumen und Kirschen; in anderen Fällen dagegen, zumal wenn die Verschleimung mit einer nur geringen Veränderung des ursprünglichen Zellstoffes verbunden ist, tritt sie als normale, bestimmten Lebenszwecken dienende, Veränderung ein. Zahlreiche Samen und trockene Schließfrüchte besitzen innerhalb ihrer Epidermis verschleimte Zellhautschichten, welche mit Wasser befeuchtet die Cuticula durchbrechen und in Form einer Gallerthülle den Samen oder die Frucht umgeben. So ist es z. B. bei dem Samen der Quitte, des Leins, des Plantago psyllium u. s. w.; befeuchtet man ein größeres Quantum dieser kleinen Körner mit Wasser, so bildet sich ein zäher Teig, indem die herausgequollenen Schleimschichten eine cohaerente Masse darstellen. Im Haushalt der Algen und mancher

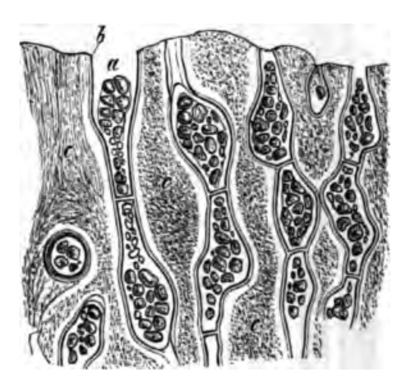


Fig. 86. Durchschnitt des Endosperms von Ceratonia siliqua. *a* körniger Zellinhalt, *b* feste Wandschicht um diesen, *c* die sogen. Intercellularsubstanz, d. h. der mittlere, sehr quellungsfähige Theil der Wand zwischen je zwei Zellräumen (stark vergr.).

Pilze (besonders gewisser Gastromyceten) und mancher Flechten (z. B. der Collemaceen) spielt die Verschleimung der Zellwände eine ganz hervorragende Rolle, so zwar, dass die Gesammtgestalt und Lebensweise derartiger Pflanzen dadurch maßgebend bestimmt wird.

Diese hier kurz beschriebenen chemischen Veränderungen der Zellwände brauchen keineswegs immer die ganze Dicke einer Zellwand zu ergreifen; oft sind es vielmehr nur bestimmte Schichten oder Schalen derselben, welche von den genannten Veränderungen getroffen werden: die Verkorkung oder Cuticularisirung tritt häufig nur an der Außenseite, besonders bei vereinzelten Zellen auf, wogegen die Verholzung die mittleren Schichten stark verdickter Zellen zu treffen pflegt, während die Schleimbildung entweder die Mittellamelle von Gewebezellen oder auch beliebige andere Schichten derselben treffen kann.

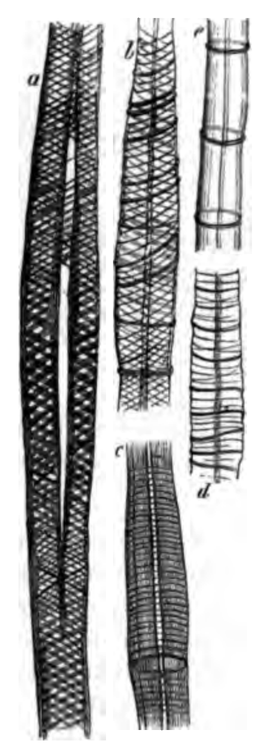


Fig. 87. Zellen aus dem Blatt von *Hoja carnosa* (800), die Streifung zeigend; diese in der Natur bei weitem weniger markirt, aber eben so deutlich. — *a* optischer Längsdurchschnitt der gekreuzten Ringstreifung; *b* Aussenansicht der Seite, wo sich die Ringstreifen kreuzen; *c* Aussenansicht der Seite, wo sie sich nicht kreuzen; *d* ebenso; *e* ein Stück Zellhaut, wo nur einzelne Ringstreifen deutlich sind.

Die äußerst dünnen Zellwände junger, lebhaft wachsender Zellen erscheinen selbst bei starker Vergrößerung gewöhnlich ganz homogen; bei dickeren, besonders sehr dicken Zellwänden dagegen erkennt man auf dem Querschnitt eine concentrische Schichtung, deren entsprechendes Bild auch auf dem Längsschnitt der Zellwand sich wiederfindet. Bei besonders deutlichen Objekten erkennt man nun, dass diese concentrische Schichtung verdickter Zellwände darauf beruht, dass abwechselnd wasserarme, harte und wasserreichere, weiche Lamellen die Zellhaut zusammensetzen. Außer diesen concentrischen Schichtungen erkennt man aber in sehr vielen Fällen an

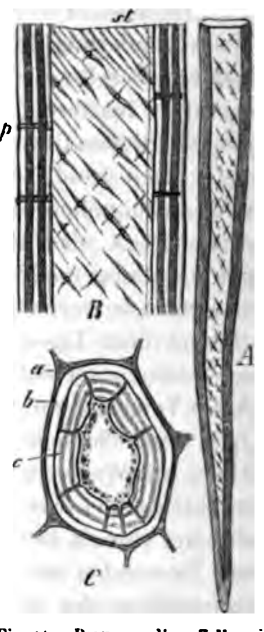


Fig. 88. Braunwandige Zellen im Stamm von Pteris aquilina. *A* eine halbe Zelle durch SCHULZE'sche Maceration isolirt und entfärbt; *B* ein Stück davon stärker vergrößert (550); die spaltenförmigen Tüpfel sind gekreuzt, d. h. der Spalt dreht sich bei zunehmender Verdickung; bei *p* Seitenansicht eines Spaltes, der hier als einfacher Kanal erscheint, da er den schmalen Durchschnitt zeigt.

dickeren Zellhäuten, zuweilen auch an dünneren, die sogenannte Streifung. die man am besten dann wahrnimmt, wenn man die Zellwände in der Flächenansicht bei sehr starker Vergrößerung vor sich hat. Die Streifung erscheint dann in Form paralleler Streifen, welche gewöhnlich in schiefen Linien über das Objekt hinziehen, zuweilen auch die Zellwand in Form einer Schraubenlinie oder selbst in geschlossenen Kreisen umziehen. Im ersteren Falle erkennt man zuweilen mit hinreichender Deutlichkeit zwei einander kreuzende Streifensysteme. NAEGELI hat auch diese Streifungen der Zellwand auf abwechselnd wasserreichere und wasserärmere Schichten zurückgeführt, welche die Zellwand von außen nach innen durchsetzen. Die ganze Zellwand erscheint nach dieser Vorstellung wie ein nach drei Richtungen spaltbarer Krystall, dessen Lamellen sich gegenseitig schneidend abwechselnd wasserreicher und wasserärmer sind.

Neben dieser feinsten Struktur der Zellwände haben wir aber eine weit auffallendere, schon bei schwacher Vergrößerung sichtbare, gröbere Struktur derselben Zellen zu betrachten, die sich vorwiegend dadurch geltend macht, dass einzelne Theile einer Zellwand viel dünner oder viel dicker sind als der Gesammtdicke entspricht. Es handelt sich dabei also um das, was man die Skulptur der Oberfläche nennen kann. Die gewöhnlichste Form dieser Skulptur besteht darin, dass an nicht übermäßig dicken Zellwänden einzelne oder gruppenweise angeordnete rundliche Stellen während des Dickenwachsthums der ganzen Wand dünn bleiben oder am Dickenwachsthum überhaupt nicht Theil nehmen. Man nennt solche Stellen Tüpfel und die Zellwände selbst getüpfelte. Wachsen die zwischen den Tüpfeln liegenden Theile der Wand sehr stark in die Dicke, so erscheinen die Tüpfel nicht mehr bloß als dünnere Stellen, sondern geradezu als Kanäle, welche aus dem Innenraum der Zelle durch die Dicke der Wand hindurchlaufen, außen aber von einem sehr dünnen Häutchen verschlossen sind. In der Scheidewand zwischen zwei benachbarten Zellen eines Gewebes liegen die Tüpfel und verlaufen die Tüpfelkanäle auf beiden Seiten immer so, dass

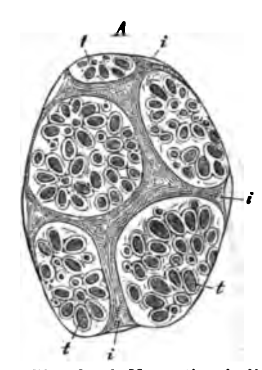


Fig. 89. Eine durch Maceration isolirte Parenchymzelle aus dem Cotyledon von Phaseolus multiflorus. — *i i* die an die Intercellular-Räume grenzenden stumpfen Kanten; *t t* die an benachbarte Zellen angrenzenden, mit Tüpfeln versehenen Wandflächen.

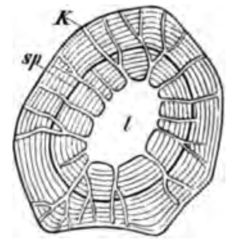


Fig. 90. Querschnitt einer Sklerenchymzelle aus der Wurzelknolle von *Dahlia variabilis* (800); *l* die Zellhöhlung, *K* Tüpfelkanäle, welche die Schichtung durchsetzen, *sp* ein Sprung, durch den ein inneres Schichtensystem sich abgesondert hat.

sie auf einander treffen: das dünne Häutchen, welches den Verschluss Tüpfels der einen Seite darstellt, bildet auch zugleich den Verschluss das Tüpfel der anderen Seite. Denkt man sich daher die Zellen nicht zeln, sondern in ihrem gewöhnlichen Verband, wie die Zimmer eines bäudes, durch ihre Wände getrennt, so erscheinen die Tüpfel und Tü kanäle wie Löcher, durch welche die benachbarten Kammern verbur sind, jedoch so, dass in der Mitte immer noch ein sehr feines Häutchen handen ist, durch welches die benachbarten Zellräume thatsächlich einander abgegrenzt werden. Es ist leicht ersichtlich und soll später ausführlicher betont werden, dass durch die Tüpfelung der Saftaustausch zwischen benachbarten Zellen erleichtert werden muss, besonders dann, wenn die Scheidewände von beträchtlicher Dicke sind, wodurch natürlich

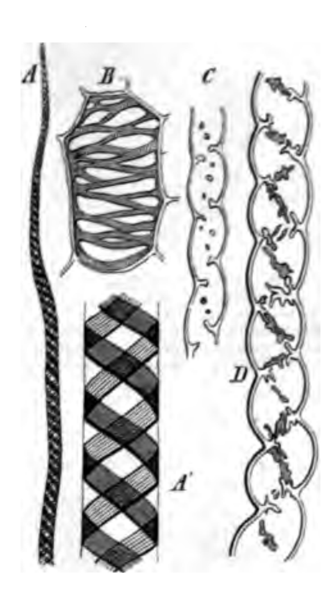


Fig. 91. Zellformen von Marchantia polymorpha (einem Lebermoos) mit nach innen vorspringenden Verdickungen: *A* eine Schleuderzelle (nur halb) aus der Sporenfrucht, mit zwei Schraubenbändern, bei *A'* ein Theil stärker vergrößert; *B* eine Parenchymzelle aus dem mittleren Theil des Thallus, mit nach innen vorspringenden netzartigen Verdickungen; *C* ein dünnes Wurzelhaar mit nach innen vorspringenden Verdickungen, diese sind auf einer schraubenlinig verlaufenden Einschnürung der Zellhaut angeordnet, bei *D*, einem dickeren Wurzelhaar, sind die Zapfen dicker und verzweigt, ihre schraubige Anordnung noch deutlicher.

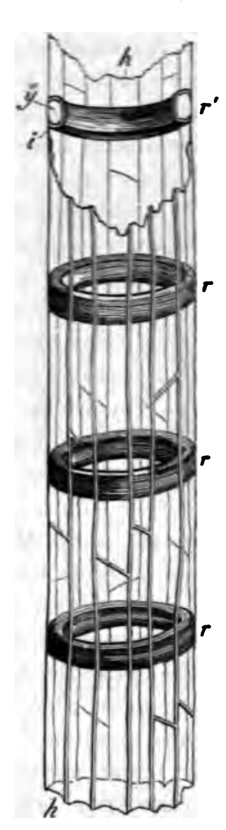


Fig. 92. Stück eines Ringgefäßes au Fibrovasalstrang des Stammes von Ze (550). *h h* die dünne Zellhaut des Ge auf welcher die Grenzlinien der benach Zellen deutlich zu sehen sind. — Verdickungsringe der Gefäßwand; *y* nere Substanz eines solchen querdurch tenen Ringes; *i* die dichtere Schicht, den Ring auf seiner inneren, ins Lum Zelle vorragenden Seite überzieht

die Diffussionsbewegung von Zelle zu Zelle ohne das Vorhandensein reicher Tüpfel sehr erschwert wäre.

Sehr häufig ist auch eine andere Form der Skulptur der Zellwand, die sich darin ausspricht, dass nicht wie bei der Tüpfelung die dünneren Stellen, sondern hier vielmehr die stark verdickten als besonders geformte Theile von der übrigens sehr dünn bleibenden Wand sich abheben. Zuweilen erscheinen die dicken Stellen als nach innen vorspringende Zapfen oder sie bilden massive Ringe, welche häufig beim Zerschneiden von saftigen Stengeln und Blättern sich ablösen und herausfallen; noch häufiger aber stellt der verdickte Theil der Zellwand ein schraubenförmiges Band dar, welches auf der Innenseite der dünnen Zellwand hinläuft, etwa so wie wenn man einen schraubenförmig gewundenen Draht in eine Glasröhre von gerade passender Weite hineingeschoben denkt. Sehr häufig sind zwei oder drei solcher Spiralbänder mit parallelen Windungen vorhanden und wie die Ringe lösen auch sie sich häufig beim Zerschneiden oder Zerreißen von Blättern und Stengeln ab und können dann selbst mit unbewaffnetem Auge als Fäden von äußerster Feinheit, aber sehr beträchtlicher Länge wahrgenommen werden: sehr deutlich z. B. an den quer durchrissenen Blättern von Agapanthus. Endlich ist eine häufige Form die sogenannte netzförmige Verdickung, die man sich aus der schraubenförmigen dadurch abgeleitet denken kann, dass sich zwischen den parallel verlaufenden Schraubenbändern Verbindungen oder Anastomosen herstellen, so dass ein netzartiges Maschenwerk entsteht. Denkt man sich die Maschen dieses Netzes sehr eng, die dicken Bänder verhältnissmäßig breit, so erscheinen die Maschen als Tüpfel, was besonders bei den sogenannten getüpfelten Gefäßen sehr deutlich hervortritt.

Bei allen diesen Skulpturverhältnissen treten die dickeren Theile der Zellwand nach innen vor, was auch nicht anders möglich ist bei Zellen, welche ringsum von anderen Zellen dicht umgeben sind. Bei isolirten Zellen dagegen, wie es die Pollenkerner der Phanerogamen und die Sporen der Kryptogamen sind, springen die dicken Theile der Zellwand nach außen hin vor und bieten die mannigfaltigsten Formen von Knöpfen, Zapfen, Stacheln, Kämmen, netzartig verbundenen Leisten u. s. w. dar. Gewöhnlich ist die ganze Außenfläche solcher Zellwände cuticularisirt und die genannten Skulpturtheile bestehen dann ebenfalls aus dieser Substanz.

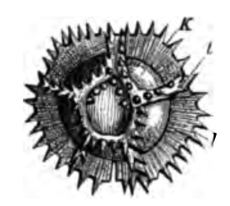


Fig. 93. Reifes Pollenkorn von Cichorium Intybus, der fast kugelige Körper der Zellhaut ist mit netzartig verbundenen Verdickungsleisten besetzt, jede derselben trägt noch stärker vorspringende Verdickungen als kammartig angeordnete Stacheln.

Anmerkungen zur VI. Vorlesung.

1) Ueber das im Text Gesagte findet man Genaueres in meinem Lehrb. d. Bot. Was speciell die damals, d. h. bis 1874 noch unbekannten vielkernigen Zellen betrifft, so ist darüber zu vergleichen: SCHMITZ, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen, Festschrift der naturforsch. Gesellsch., Halle 1879 — Derselbe in den Sitzungsber. der niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilk. Bonn 1880, 7. Juni und 1879, 4. August — TREUB, sur les cellules végétales à plusieurs noyaux, Archives néerlandaises T. XV — JOHOW, Untersuchungen über die Zellkerne in den Secretbehältern und Parenchymzellen der Monocotylen, Bonn 1880.

2) ZACHARIAS, über die chemische Beschaffenheit des Zellkerns, bot. Zeitg. 1881, pag. 170.

VII. Vorlesung.

Entstehung der Zellen.

Wir haben die Zellen bisher in dem Zustand betrachtet, wie sie sich dem mikroskopisch bewaffneten Auge an lebenden Pflanzentheilen unmittelbar darbieten. Nun wachsen aber die Organe, anfangs selbst mikroskopisch klein, später zu namhafter Größe heran. Dies Wachsthum muss nothwendig auch die Zellen treffen, aus denen die Organe bestehen, und so müssten mit zunehmendem Wachsthum der Organe auch die Zellen eine sehr beträchtliche Größe erreichen, wenn nicht während des Wachsthums selbst durch Theilung derselben eine Verkleinerung und zugleich Vermehrung einträte. Im Allgemeinen ist das Wachsthum der Pflanzenorgane, besonders in seinen ersten Stadien, mit Vermehrung der vorhandenen Zellen verbunden und erst in den letzten Wachsthumsvorgängen, wo die Organe ihre definitive Form und Größe erreichen, hört die Vermehrung der Zellen in ihnen auf und erreichen diese selbst ihre definitive Form und Größe. Kommt es also darauf an, die Entstehung neuer Zellen zu beobachten, so darf man sich nicht an die bereits ausgewachsenen Organe wenden, vielmehr muss man die Vegetationspunkte und die in Streckung befindlichen Theile untersuchen. Obgleich es jedoch nicht zweifelhaft ist, dass gerade in den Vegetationspunkten fortwährend Zelltheilungen stattfinden, ist es doch sehr schwierig, diesen Vorgang gerade dort zu beobachten; dagegen gelingt es verhältnissmäßig leicht, die Vermehrung der Zellen weiter entfernt von den Vegetationspunkten in den in Streckung befindlichen Theilen zu sehen und außerdem, wie die Erfahrung gezeigt hat, sind es besonders die Fortpflanzungsorgane, bei deren Entwicklung die Vorgänge der Zellenbildung besonders deutlich hervortreten.

Vor Allem ist nun die Bemerkung vorauszuschicken, dass die Zellbildung immer durch Theilung schon vorhandener Zellen bewirkt wird, dass nicht etwa neue Zellen wie Krystalle aus einer Flüssigkeit anschießen; jede neu entstehende Zelle entsteht vielmehr durch Theilung einer schon vorhandenen und ganz gewöhnlich ist diese Theilung eine Zweitheilung, d. h.

aus einer Mutterzelle entstehen zwei Tochterzellen, indem die Substan der ersteren gewöhnlich in zwei gleiche Hälften sich theilt.

Bevor ich auf die Vorgänge im Einzelnen, welche bei der Zweitheilun einer Zelle stattfinden, näher eingehe, wird es sich empfehlen, die gröbere Verhältnisse zunächst in Betracht zu ziehen.

So wie die Zellen überhaupt als Kammern in der Substanz eines Pflan zentheiles erscheinen, stellt sich auch die Neubildung oder Theilung der selben, besonders währen des Wachsthums, als ein fortgesetzte Kammerbildun oder Fächerung dar. Inner halb der schon vorhandene und in Theilung begriffene Zellen entstehen neue Schei dewände, etwa so wie wen man die Zimmer eines Hause durch eingezogene Wände i je zwei kleinere Zimmer ei theilte. Die Zellenbildung i wachsenden Organen, wo d vorhandenen Zellen selbs sich vergrößern, macht dahe den Eindruck, als ob jede Zell nur eine bestimmte Größe erreichen dürfe, und wenn si diese überschreitet, eine Theilungswand in ihr einträte, durch welch der Raum gewöhnlich in zwei gleiche Hälften getheilt wird. Meist erkenn man diese neuen Scheidewände in dem Gerüst der älteren Zellwände au Quer- und Längsschnitten als dünne Linien, die meistens rechtwinklig an die älteren Wände angesetzt sind, wie es die beistehende Figur deutlich genug zeigt. Die schon vorhandenen Zellen also wachsen, und indem sie wachsen und die von ihnen gebildeten Kammern größer werden, entstehen Scheidewände, durch welche die Vergrößerung der Zellen gewissermaßen wieder ausgeglichen wird, so dass bei einer gegebenen Pflanze trotz des fortgesetzten Wachsthums die Zellräume doch eine gewisse Ausdehnung niemals überschreiten. Die Art, wie die neuen Scheidewände in die wachsenden Zellen sich einsetzen, macht in gewissem Sinne den Eindruck, als ob die letzteren gewissermaßen durchschnitten und so in je zwei Theile gespalten würden. Die Zelltheilung erscheint daher, was wir hier schon besonders betonen wollen, als eine dem Wachsthum folgende und durch das Wachsthum bedingte Verkleinerung der Kammern, in welche die lebende Pflanzensubstanz getheilt ist. Besonders deutlich tritt diese gegenseitige Beziehung von Wachsthum und Zelltheilung hervor, wenn man ein

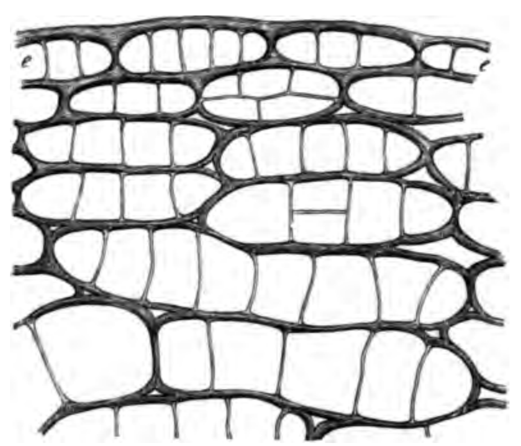


Fig. 94. Epidermis *e* und darunter liegendes Rindenparenchym des hypocotylen Gliedes von Helianthus annuus, welches sich nach vollendeter Keimung rasch verdickt; die dunkleren dickeren Zellwände sind die ursprünglichen, die dünneren, radialen die neugebildeten. Von besonderem Interesse ist bei diesem Vorgang das starke tangentiale Wachsthum auch der Epidermiszellen sammt ihrer Cuticula.

facher gebaute Pflanzen, wie z. B. die Characeen, daraufhin untersucht. Figur 95 stellt einen Längsschnitt durch den Gipfel oder die Endknospe einer solchen Pflanze dar, die ganz vorzüglich geeignet ist, bei aufmerksamer Betrachtung die Beziehung der Zelltheilung zum Wachsthum und der gesammten äußeren und inneren Gestaltung einer Pflanze klar zu legen:

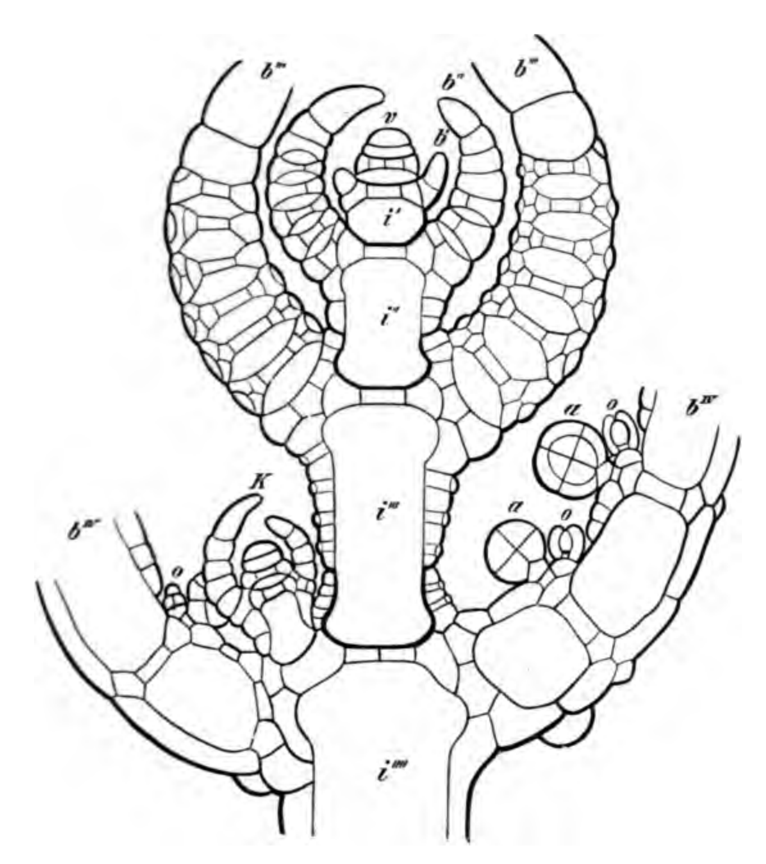


Fig. 95. Längsschnitt durch den Gipfel einer Chara. — Jedes mit dickem Contour umzogene Gewebestück ist aus einem Segment d. h. aus einer von der Scheitelzelle unmittelbar abgeschnittenen Zelle entstanden, (theilweise schematisirt).

von der am Ende des Stengels befindlichen sogenannten Scheitelzelle v wird jedesmal, wenn diese durch Wachsthum eine gewisse Höhe erreicht hat, eine niedrige Querscheibe abgeschnitten, also eine neue Zelle, ein sogenanntes Segment, gebildet. Dieses theilt sich abermals durch eine Querwand in zwei übereinanderliegende Zellen, eine untere linsenförmige und eine obere, welche einer biconcaven Linse gleicht. Die erstere theilt sich bei weiterem Wachsthum nicht mehr und nimmt nach und nach die Formen i'', i''', i'''' an, wobei sie, wie man sieht, in einen an Länge fortwährend zunehmenden Cylinder verwandelt wird und die Glieder oder Interfoliartheile

der Axe einer Chara darstellt. Die obere biconcave Tochterzelle des Segments dagegen bildet eine Anzahl von Auswüchsen rings um die Axe des Stengels, aus denen die Blätter entstehen, während der mittlere Theil den Knoten zwischen zwei Interfoliartheilen darstellt. Diese Blätter und Knoten erfahren nun während ihres Wachsthums fortwährend wiederholte Theilungen, die einer ganz bestimmten und genau bekannten Regel folgen, sowohl was ihre Richtung im Raume als auch ihre zeitliche Aufeinanderfolge betrifft. Es ist nicht nöthig, hier specieller auf diese Verhältnisse einzugehen, wohl aber wird man die Beziehung zwischen dem Wachsthum und den wiederholten Zweitheilungen der Zellen in der Hauptsache begreifen können, wenn man beachtet, dass in unserer Figur jedesmal die mit *i* und *b* entsprechend bezeichneten Theile aus einem Segment der Scheitelzelle hervorgegangen sind und dass mit zunehmendem Wachsthum derselben auch die Zahl der in ihnen enthaltenen Theilungswände zugenommen hat. Vergleicht man z. B. das von den dicken Contouren eingefasste Stück i'' b'' mit dem jüngeren Stück i' b', so erkennt man leicht, wie mit dem Wachsthum des ersteren, welches früher genau die Form und Größe des letzteren hatte, die Zelltheilungen fortgeschritten sind und zieht man ferner das ebenfalls von dicken Contouren eingeschlossene Stück i''' b''' in Betracht, so erkennt man abermals, wie mit dem fortschreitenden Wachsthum auch die Zelltheilungen in bestimmter Anordnung fortgeschritten sind.

Noch ein zweites Beispiel für die Art und Weise, wie mit dem fortschreitenden Wachsthum schon vorhandener Zellen auch die Theilung derselben fortschreitet, mag die Entwicklung der Spaltöffnung in der Epidermis eines Blattes (Fig. 96) darbieten. In Fig. *A* ist eine Anzahl von Epidermiszellen eines sehr jungen Blattes und zwar von der Außenfläche her gesehen dargestellt. Die mit *s* bezeichneten Kammern sind es, aus denen später die beiden Schließzellen einer Spaltöffnung sich bilden. Sowohl diese wie auch die umliegenden Epidermiszellen wachsen nun, vergrößern sich und verändern ihre Form; dabei treten neue Zelltheilungen ein, wie Fig. *B* erkennen lässt, wo die älteren Zellwände mit dicken Linien, die neu entstandenen mit dünnen bezeichnet sind. Man bemerkt, dass um jede Spaltöffnungsmutterzelle *s* eine Anzahl von neuen Zellwänden aufgetreten ist, durch welche aus den benachbarten Epidermiszellen Stücke gewissermaßen herausgeschnitten wurden und zwar so, dass jede Spaltöffnungsmutterzelle *s* von einer Gruppe neuer Zellen umgeben ist. Fig. *C* zeigt uns eine nunmehr in zwei Schließzellen *ss* getheilte Mutterzelle mit der sie umgebenden Gruppe von beigeordneten Zellen und die benachbarten Epidermiszellen; alle schon in *B* angedeuteten Zellen sind weitergewachsen, d. h. sie haben sich vergrößert und ihre Form verändert, die Zellwände sind dicker geworden — Vorgänge, welche durch das weitere Wachsthum, welches nunmehr ohne Zelltheilungen fortschreitet, dem definitiven Zustand des Ausgewachsenseins entgegengeführt werden.

Es leuchtet aus dem bisher über die Zelltheilungen Gesagten ein, dass jede neu entstehende Zelle nicht nur ein Theil der Mutterzelle ist, sondern

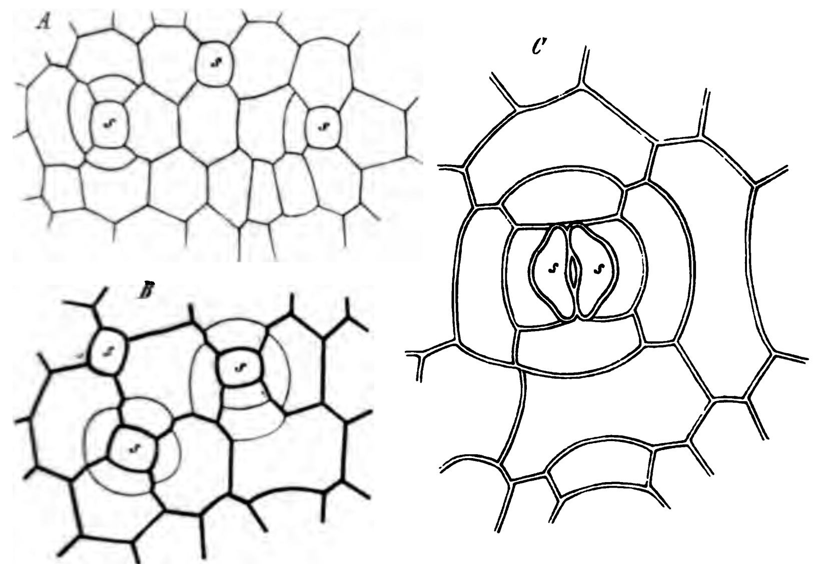


Fig. 96. Entwicklung der Spaltöffnungen auf dem Blatt von Commelyna coelestis. *A* und *B* sehr jung, *C* beinahe fertig. — *s s* in *A* und *B* die Mutterzelle der Spaltöffnung und *s s* in *C* die Schließzellen — in *A* und *B* die Aufeinanderfolge der beigeordneten Zellen.

dass auch ihre ursprüngliche Form davon abhängt, welche Form die Mutterzelle in dem Moment der Theilung besaß und in welcher Richtung die Theilungswand sich bildete. Ganz gewöhnlich geschieht letzteres in der Art, dass die Theilungswand sich rechtwinklig an die schon vorhandenen Wände ansetzt und, wenn zu diesem Zwecke es nöthig erscheint, eine entsprechende Krümmung darbietet. Die neu entstehenden Theilungswände sind daher gewöhnlich nicht ebene Platten, sondern in den meisten Fällen mehr oder weniger, wenn auch unmerklich, gekrümmt, wie an unseren Figuren ohnehin klar wird. Auch das zeigen unsere Figuren sofort, dass eine gewisse Beziehung stattfindet zwischen der Form des Organes, welches in Wachsthum und Zelltheilung begriffen ist, und der Richtung, Krümmung und gesammten Anordnung der neu entstehenden Zellwände, — eine Beziehung, auf welche wir später bei den Betrachtungen über das Wachsthum in seiner Beziehung zur Zellbildung näher eingehen werden.

Diese soeben erwähnten Beziehungen fallen theilweise oder ganz hinweg, wenn es sich um die Bildung von Fortpflanzungszellen handelt, um die Entstehung von Eizellen, Sporen und Pollenkörnern. In den meisten derartigen Fällen erscheint nämlich die Bildung neuer Zellen nicht so, als ob es sich um eine bloße Durchschneidung mittels einer neuen Scheidewand handelte, die Zellbildung macht hier nicht den Eindruck einer bloßen Kammerung oder Fächerung der schon vorhandenen Kammern; vielmehr er-

scheinen die neuen Zellen gleich von vornherein als mehr oder weniger abgerundete, selbständige, von den Schwesterzellen isolirte Körper. Ganz besonders auffallend ist dieser Unterschied, wenn innerhalb einer weiter fortbestehenden Mutterzelle eine größere Zahl von gerundeten Tochterzellen in der Weise sich bildet, dass ein Theil des vorhandenen Protoplasmas der Mutterzelle unbenutzt zurückbleibt, wie z. B. in unserer Figur 97. Man hat lange Zeit diese Form der Zellbildung als einen wesentlich anderen Vorgang durch die Bezeichnung **freie Zellbildung** von der vorhin beschriebenen **Zelltheilung** unterschieden; die neueren Forschungen haben jedoch gezeigt, dass zwischen diesen scheinbar ganz verschiedenen Arten der Zellbildung die mannigfaltigsten Übergänge vorkommen, welche eine principielle Unterscheidung unmöglich machen. Es handelt sich nämlich

Fig. 97. Peziza convexula; *A* senkrechter Durchschnitt des ganzen Pilzes, etwa 20 mal vergrößert; *h* Hymenium, d. h. die Schicht, in welcher die sporenbildenden Schläuche liegen; *S* der Gewebekörper des Pilzes, der am Rande *q* das Hymenium napfartig umhüllt; an der Basis treten aus dem Gewebe *S* feine Fäden hervor, die zwischen Erdkörnchen hinwachsen. — *B* ein kleiner Theil des Hymeniums nach 550 maliger Vergr.: *sh* subhymeniale Schicht dicht verflochtener Zellenfäden (Hyphen); *a*—*f* sporenbildende Schläuche, dazwischen dünnere Schläuche, die Paraphysen, in denen rothe Körnchen liegen.

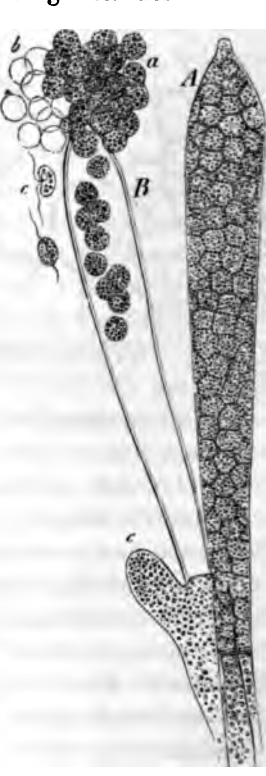


Fig. 98. Zoosporangien einer Achlya (550): *A* noch geschlossen, *B* die Zoosporen entlassend, unter ihm eine seitliche Sprossung *c*; *a* die eben ausgetretenen Zoosporen, *b* zurückgelassene Häute der bereits ausgeschwärmten, *c* schwärmende Zoosporen.

mehr um eine äußere, die Form der Tochterzelle betreffende Verschiedenheit als um eine wesentliche Differenz der Bildungsvorgänge selbst. Der Hauptunterschied der sogenannten freien Zellbildung und der gewöhnlichen Zelltheilung liegt nämlich darin, dass bei der ersteren die entstehenden Tochterzellen nicht als bloße Abschnitte der Mutterzelle sondern als abgerunde Einzelwesen erscheinen und ob dabei ein Theil von dem Protoplasma der Mutterzelle unverbraucht zurückbleibt oder nicht, kann als für die Zellbildung selbst unwesentlich, wenn auch für den jeweiligen Zweck derselben specifisch wichtig, betrachtet werden. So haben wir z. B. in

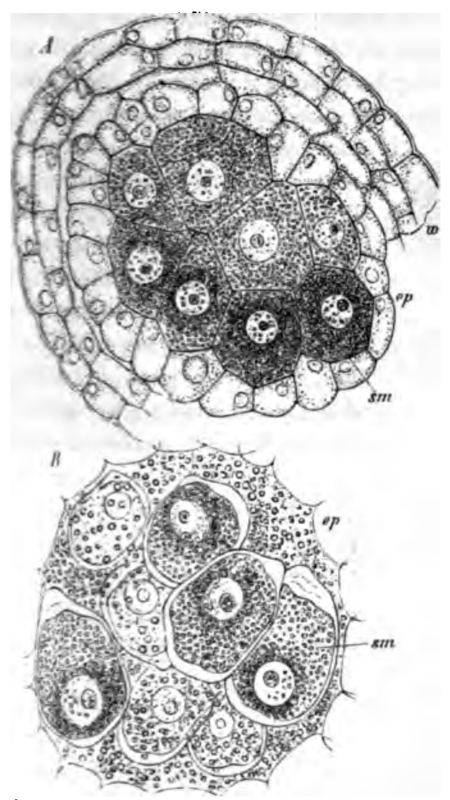


Fig. 99 u. 100. **Funkia cordata**: *A* Querschnitt durch einen jungen Pollensack vor der Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* das Epithel, welches das Loculament auskleidet; *w* Wandung des Pollensackes. — *B* das Loculament des Pollensackes nach Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* Andeutung des Epithels (500). Die weitere Entwicklung der Pollenmutterzellen und des Pollens vergl. die folgenden Figuren.

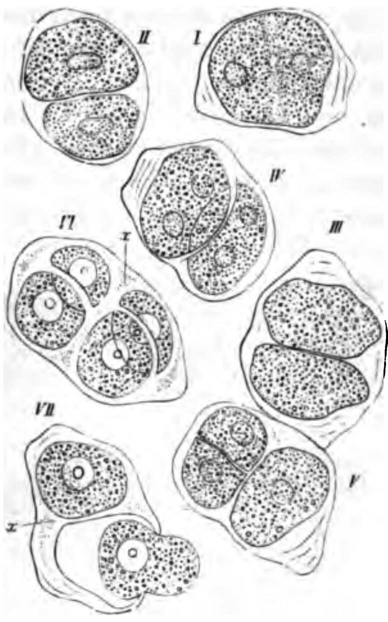
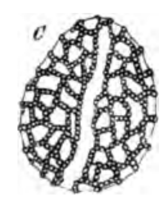


Fig. 101. Funkia ovata. Pollenbildung, nach 550-mal. Vergr. (s. d. Text.) Bei *VII* ist die eine Tochterzellhaut durch Einsaugung von Wasser geplatzt, der Protoplasmakörper derselben drängt sich durch den Riss heraus und bleibt vor diesem, sphärisch abgerundet, liegen.



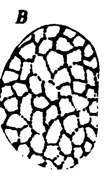


Fig. 102. *B* eine junge Pollenzelle von Funkia ovata; die nach außen vorspringenden knopfartigen Verdickungen sind noch klein, bei der älteren Pollenzelle *C* größer; sie sind nach netzartig verbundenen Linien angeordnet.

unserer Figur 98 einen Fall von Zelltheilung, wo aus dem Protoplasma einer verhältnissmäßig großen Mutterzelle zahlreiche, anfangs polyedrische, später gerundete Tochterzellen entstehen, wobei die ersten Vorgänge an die ge-

wöhnliche Zelltheilung, die späteren an die der freien Zellbildung sich anschließen. Andererseits finden wir bei der Entstehung der Pollenkörner in Figur 101, wie bei einer gewöhnlichen, wiederholten Zweitheilung einer Mutterzelle unter gleichzeitig fortschreitender Ausscheidung von Zellhaut und Abrundung der Mutterzelle selbst die Zelltheilung in der früher beschriebenen Form als Kammerbildung innerhalb schon vorhandener Kammern sich darstellt, nur dass die Kammerwände, indem sie rasch in die Dicke wachsen, die von ihnen umschlossenen Räume abrunden. Allerdings tritt später ein sehr auffallender Unterschied gegenüber der gewöhnlichen Zweitheilung der Zellen in vegetativen wachsenden Organen insofern auf, als in diesem Falle die bei der Theilung gebildeten Wände später der Zerstörung anheimfallen und jeder Protoplasmakörper mit einer neuen, eigenthümlich geformten Zellwand sich umgiebt, so zwar, dass schließlich nur diese neugebildeten Zellwände nach der Zerstörung der älteren übrig bleiben, indem der ganze, durch wiederholte Zweitheilungen entstandene Complex von Zellen nunmehr aus vereinzelten, von einander gänzlich abgesonderten Körnern besteht, deren jedes seiner Entstehung und Organisation nach doch immerhin als eine Zelle betrachtet werden muss. Wir haben hier Gelegenheit, besonders deutlich zu erkennen, wie die innerhalb eines wachsenden Organs als bloße Kammern erscheinenden Zellen, wo es sich um Fortpflanzung handelt, als individuelle, von einander gänzlich abgesonderte Körper auftreten. Noch auffallender erscheint dieser Vorgang bei der Bildung der Pollenkörner der meisten dicotylen Pflanzen, wovon ein Beispiel in unserer Figur 103 dargestellt ist. Hier entstehen nämlich die vier Tochterzellen einer Pollenmutterzelle, wenigstens anscheinend und soweit es die Wandbildung betrifft, gleichzeitig, nicht durch eine wiederholte Zweitheilung des vorhandenen Zellraumes. Nach den später zu beschreibenden Vorbereitungen, in denen das Princip der Zweitheilung auch hier noch zu

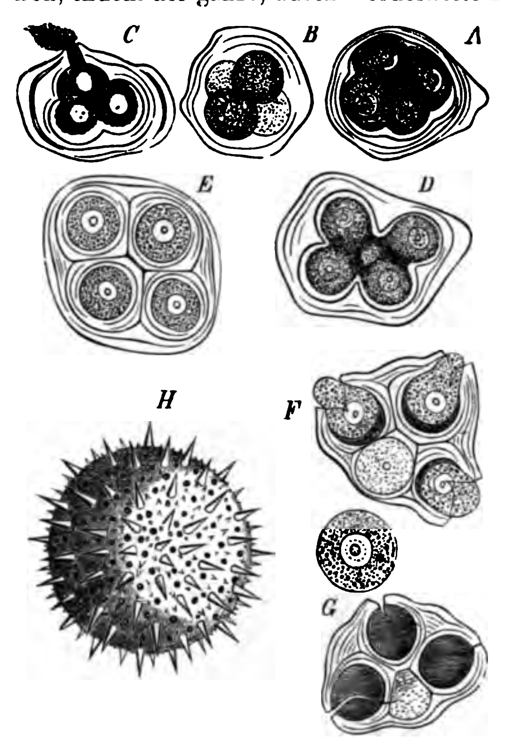


Fig. 103. Althaea rosea; Viertheilung der Pollenmutterzellen *A*—*E*; bei *F* und *G* eine Tetrade, deren Specialmutterzellhäute unter Einfluß des Wassers platzen und die Protoplasmakörper der jungen Pollenzellen austreten lassen. *H* ein ausgewachsenes Pollenkorn von außen gesehen bei gleicher Vergr.

erkennen ist, schnürt sich nämlich der Protoplasmakörper der Pollenmutterzelle um die vier durch wiederholte Zweitheilungen entstandenen Zellkerne so ein, dass er zunächst eine vierlappige Form annimmt, wobei die verhältnissmäßig sehr dicke Wand der Mutterzelle nach dem Centrum hinwachsend in Form von Leisten so vorspringt, dass endlich vier von einander abgeschlossene Kammern entstehen (*E*), in denen die kernhaltigen Protoplasmakörper liegen. Hier ist also die Abrundung der in Entstehung befindlichen Tochterzellen besonders deutlich; sie wird es noch mehr dadurch, dass nun innerhalb einer jeden Kammer der Mutterzelle (der sogenannten Specialmutterzelle) von jedem Protoplasmakörper eine neue Zellhaut ausgeschieden wird, die er späterhin fortwachsend behält, während die vor und bei der Theilung entstandenen Kammerwände sich auflösen und verschwinden [1]).

Die neuesten Forschungen auf dem Gebiet der Zellenlehre haben mehr und mehr gezeigt, dass all diesen verschiedenen Formen der Zellbildung doch ein gemeinsames Princip zu Grunde liegt, dass zumal die ersten Vorbereitungen, die sich besonders deutlich an dem Verhalten des Zellkernes erkennen lassen, überall im Wesentlichen dieselben sind, dass es sich immer ursprünglich um eine Zweitheilung der Substanz des Zellkernes und dementsprechend um eine Gruppirung des Protoplasmas um die so entstandenen Centra herum handelt, bis endlich durch die Bildung neuer Zellwand der Process sein Ende erreicht.

Das bisher über die Zellbildung Mitgetheilte betrifft mehr die Äußerlichkeiten, die auch bei verhältnissmäßig schwacher Vergrößerung noch deutlich zu erkennen sind. Erst in den letzten Jahren ist es gelungen, eine Reihe von Vorgängen innerhalb des Zellkerns und des Protoplasmas bei sehr starken Vergrößerungen und mit Hülfe neuer mikrochemischer Reaktionsmethoden genauer zu konstatiren, durch welche wir einen tieferen Einblick in das Verhalten des lebenden Zellinhaltes bei der Entstehung neuer Zellen gewinnen. Besonders verdanken wir den Forschungen Strassburgers, Flemmings, Schmitz u. a. eine sehr eingehende Kenntniss des feinsten Details in den Veränderungen des Protoplasmas und Zellkernes bei der Theilung [2]). Aus den Angaben der ersteren, sowie aus denen einer Reihe von Zoologen geht zudem die sehr wichtige Thatsache hervor, dass die Vorgänge bei der Zellbildung der Pflanzen und Thiere in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen.

Die hier folgende Darstellung schließt sich vorwiegend den Angaben Strassburgers an, mit denen meine eigenen Beobachtungen wenigstens in den mir wesentlich scheinenden Punkten harmoniren; die zwischen den Specialforschern auf diesem Gebiet noch diskutirten Streitfragen sollen dabei thunlichst vermieden werden.

Die ersten Vorbereitungen zur Theilung einer Pflanzenzelle werden an den Veränderungen des Zellkernes bemerklich und zwar sind es die sichtbaren Elemente des Nucleins, an denen die ersten Andeutungen und der

weitere Verlauf der Kerntheilung bei starker Vergrößerung zu erkennen ist. »Im Allgemeinen, sagt STRASSBURGER, wird der Kerninhalt (das Nuclein) grobkörnig, hierauf verschmelzen die Körner mit einander zu kürzeren oder längeren, hin und her gekrümmten Fäden. Die Kernkörperchen bleiben in pflanzlichen Zellen oft sehr lange erhalten, viel länger als in thierischen, schließlich gehen sie mit in die Fadenbildung ein; in diese wird auch die Kernwandung eingezogen. In den seltenen Ausnahmen, wo dies nicht geschieht, schwinden sie doch wenigstens an den Kernpolen. Ist die Kernwandung, wie gewöhnlich, völlig eingezogen worden, so liegen die Fäden unmittelbar in dem umgebenden Zellplasma und können in manchen Fällen sich ziemlich weit in demselben zerstreuen. Die Kernfäden (fadenförmige Anordnungen des Nucleins) sind, namentlich in runden Zellkernen, annähernd gleichmäßig durch den ganzen Kernraum vertheilt; in langezogenen Zellkernen folgen sie mehr oder weniger der Längsaxe. Später beginnen sie in allen Fällen sich parallel zu einander zu stellen. Hat eine Streckung des Zellkerns in bestimmter Richtung inzwischen stattgefunden, so strecken sich die Fäden in derselben Richtung. Deutlich werden zwei Pole am Zellkern unterscheidbar. Die mehr oder weniger gerade gestreckten Fäden hängen meist an ihren Enden zusammen; hin und wieder werden sie auch noch an anderen Orten durch quere Brücken verbunden. — Später ziehen sich in inhaltsarmen Zellkernen (d. h. bei geringem Nucleingehalt) die einzelnen Fäden derart zusammen, dass sie eine einfache Schicht von Stäbchen oder Körnern in der Äquatorialebene bilden. Waren die Fäden an ihren Polenden verschmolzen, so wird diese Verbindung vorerst gelöst. In inhaltsreichen (d. h. nucleinreichen) Zellkernen behalten die Fäden auch auf dem jetzt behandelten Stadium eine bedeutende Länge, sie können selbst von dem einen Kernpol bis zum andern reichen. In Kernfiguren mit äquatorialen Brücken werden die Schleifen nicht nur an den polwärts gerichteten, sondern auch an den äquatorial gelegenen Fäden geöffnet. Die äquatorialen Verbindungsfäden lösen sich hierbei vorwiegend auf in V-förmige, radial gelagerte, mit den freien Schenkeln nach außen gerichtete Figuren.

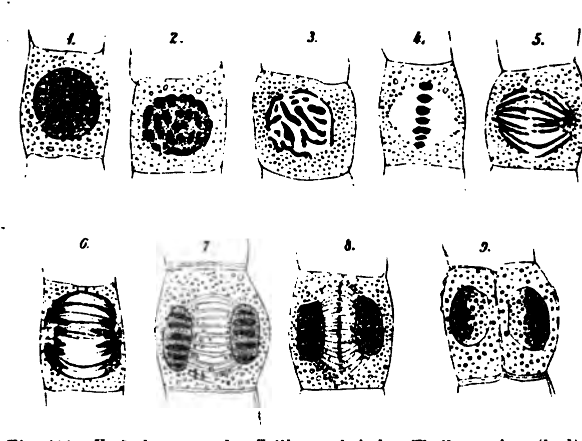


Fig. 104. Veränderungen des Zellkerns bei der Theilung einer Spaltöffnungsmutterzelle von Iris pumila (1); in 9 ist die Theilung beendigt, die beiden Schließzellen entstanden. Die dunkelsten Partien sind Nuclein (880 — nach STRASSBURGER).

Die polwärts gerichteten Fäden werden mehr oder weniger nach dem Äquator gezogen und somit verkürzt, oder sie behalten ihre ursprünglichen Längen. Sie convergiren etwas nach den Polen, oder laufen zu einander fast parallel, oder biegen auch stark aus einander spreizend nach außen. — In der Bildung der geschilderten Kernfigur wird nachweisbar die ganze tingirbare Substanz (das Nuclein) des Zellkerns verbraucht[3]).« STRASSBURGER bezeichnet dieselbe überall als Kernplatte. Diese besteht somit, im einfachsten Fall, aus einer einfachen Schicht von Körnern, oder von geraden, parallelen Stäbchen. Diese Elemente sind sichtlich von einander getrennt und verrathen, von einem der Kernpole aus betrachtet, bisweilen eine radiale Anordnung, bisweilen ist eine solche nicht zu erkennen. — Die Stäbchen der Kernplatte (die Nucleinstäbchen) können aber auch bedeutendere Länge zeigen und gleichzeitig in unregelmäßiger Weise gekrümmt sein, auch stark nach außen sprei-

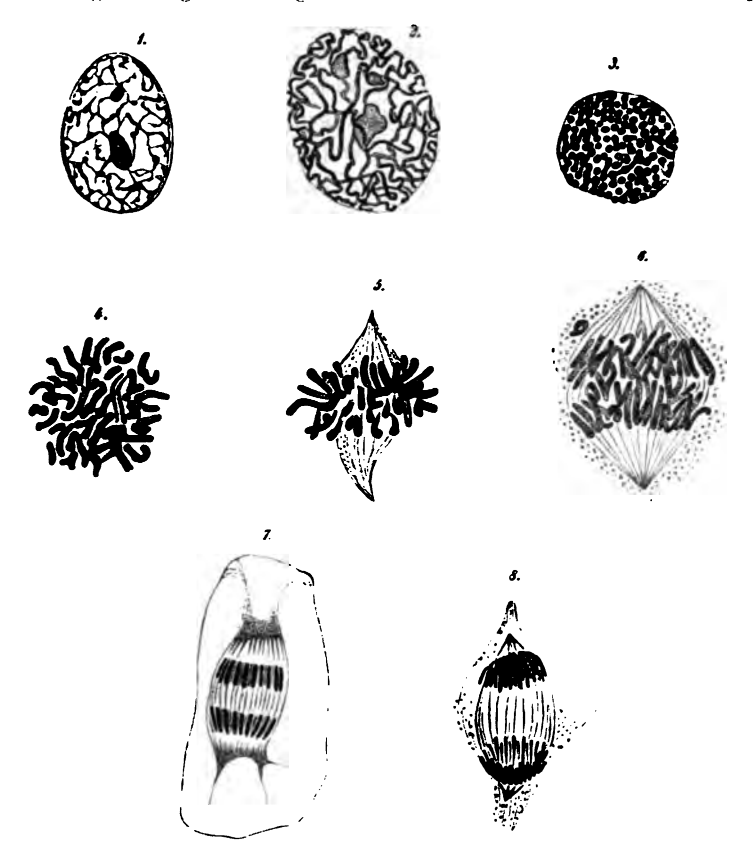


Fig. 105. Veränderungen des Zellkerns bei der Theilung. — 1—3 aus dem Endosperm von Nothoscordon fragrans, 4—8 von Allium odorum. Die dunkelsten Partien sind das Nuclein (nach FLEMMING). (Sehr stark vergr.).

zen. — Zu beiden Seiten der Kernplatte sind, in der vorwiegenden Mehrzahl der Fälle, feine Fasern sichtbar, die sich (mit Färbungsmitteln wie Haema-

toxylin) überhaupt nicht oder nur schwach tingiren. Es sind die von STRASSBURGER so genannten Spindelfasern. »Sie bilden mit der Kernplatte (der beschriebenen Anordnung des Nucleins) zusammen die Kernspindel. Die Spindelfasern treten am schönsten und deutlichsten hervor, wenn die Kernplatte nur auf eine äquatoriale Schicht von Körnern oder Stäbchen beschränkt ist. Sie werden um so weniger sichtbar, je größere Ausdehnung die Kernplatte (d. h. wieder die Nucleinstäbe) nach den Polen zu gewinnt«. — Die von STRASSBURGER so genannten Spindelfasern werden seiner Ansicht nach aus der Substanz des umgebenden Protoplasmas gebildet oder sie gehören, wie wir wohl annehmen dürfen, der Grundsubstanz des Zellkernes, dem Kernplasma, an. — »Da nun die Bildung der Spindelfasern, sagt STRASSBURGER, von den beiden Polen des Zellkerns aus beginnt, und gegen den Äquator fortschreitet, so können die continuirlichen Spindelfasern, die sich, zwischen den Elementen der Kernplatte (den Stäbchen des Nucleins) von einem Pol zum anderen verfolgen lassen, nur durch Verschmelzung auf einander treffender Enden entstanden sein. Andere Spindelfasern setzen beiderseits an die Elemente der Kernplatte (an die Nucleinstäbchen) an«. — »Die Theilung der Kernplatte (welche aus Nucleinstäbchen besteht) wird im Äquator vollzogen und beide Hälften rücken auseinander. — Elemente, welche in der Äquatorialebene liegen oder diese durchsetzen, erfahren eine Theilung. Bei Körnern, Stäben und Stäbchen geschieht dies einfach durch Einschnürung. Besteht die Kernplatte aus gehäuften Körnern oder Stäbchen, so geht ein Theil auf die eine, ein anderer Theil auf die andere Seite über. — Complicirter wird der Vorgang in Kernplatten, welche äquatorial gelagerte Fäden aufzuweisen haben. Diese bilden meist zwei- oder mehrschenklige Figuren mit nach außen gekehrten Schenkelenden. — Die Figuren verdoppeln sich zu zwei einander gleichen oder gehen nun auf die entsprechenden Tochterkerne über, so zwar, dass ihre verschmolzenen Enden gegen die Pole ihre freien Enden gegen den Äquator gerichtet werden«. —

»Während der Ausbildung der Tochterkerne, fährt STRASSBURGER fort, findet meist gleichzeitig eine Ernährung derselben aus dem umgebenden Protoplasma statt, damit sie zu der Größe des Mutterkernes anwachsen. Besonders schön lässt sich das bei Spirogyra verfolgen wegen der freien Suspension der Kerne in der Zelle. Alles Protoplasma, das an der Polseite der Tochterkerne angesammelt war und eine Schicht von ansehnlicher Dicke hier bildete, wird schließlich von den jungen Tochterkernen, welche dementsprechend an Umfang zunehmen, verzehrt. Deutlich ist auch in den Staubfadenhaaren von Tradescantia eine Aufnahme des an den Polen des Kernes angesammelten Zellplasmas zu konstatiren«.

Nach diesen in dem Kern und dem Protoplasma stattgehabten Veränderungen beginnt nun die Bildung der neuen Scheidewand, welche ich hier ebenfalls nach den Angaben STRASSBURGERS darstellen will. »Als verbreitetste

Form der Zelltheilung, sagt derselbe, kann im Pflanzenreich diejenige gelten, die durch Vermittlung einer, in den Verbindungsfäden zwischen den Kernen entstehenden, Scheidewand sich vollzieht. Die wenigen Fäden, welche zwischen den auseinander weichenden Kernplattenhälften schließlich zurückbleiben und auf Spindelfasern zurückzuführen sind, werden gestreckt und durch Einlagerung neuen Zellplasmas, das sich gleich ihnen fadenförmig differenzirt, in ihrer Zahl vermehrt. Die neu hinzukommenden Fäden sind von ursprünglich vorhandenen nicht zu unterscheiden, reagiren wie diese und stützen somit nochmals die Ansicht, dass die Spindelfasern Zellplasma sind«. Mit dem Ausdruck Zellplatte bezeichnet STRASSBURGER eine flächenförmige Anordnung kleiner Körnchen, aus welcher die neue Scheidewand entsteht. Es sei schwer sich über die chemische Natur dieser Körnchen aufzuklären, jedoch gelinge es in manchen Fällen sie als Amylum zu erkennen.

»So viel ist sicher, sagt STRASSBURGER, dass sie direkt in der Bildung der Cellulosewand aufgehen. Es wird somit nicht etwa eine Schicht aus Protoplasma gebildet, die sich dann spaltet und Cellulose in der Spaltungsfläche ausscheidet, die Cellulosewand entsteht vielmehr direkt aus dem an Ort und Stelle hingeschafften Material. — Ich habe an der lebenden Spirogyra feststellen können, dass die zur Bildung der Scheidewand bestimmten Körnchen als solche an die Verbrauchsorte wandern. In anderen, den zahlreichsten, Fällen sieht es hingegen aus, als wenn die Körnchen an Ort und Stelle erst gebildet würden. Namentlich fällt es auf, dass sie zunächst klein sind, dann aber allmählich größer werden. — Die Verbindungsfäden dehnen sich meistens seitlich soweit aus, dass sie den ganzen Querschnitt der Zelle überspannen. Wo dies geschehen ist, reicht eben auch die Zellplatte durch die ganze Zelle. Die Cellulosewand geht hierauf simultan aus derselben hervor, und schließt im Umkreis an die Wand der Mutterzelle an. Wo der Complex von Verbindungsfäden nicht den ganzen Querschnitt der Zelle zu durchsetzen vermag, da legt er sich zunächst der einen Seitenwand der Zelle an und an diese anschließend beginnt die Bildung der Scheidewand aus der Zellplatte. Von der gebildeten Wand zieht sich aber der Fadencomplex langsam zurück, wächst gleichzeitig an seinen freien Rändern durch Bildung immer neuer Verbindungsfäden und innerhalb dieser wird die Zellplatte ergänzt, bis dass sie den ganzen Querschnitt der Zelle durchsetzt hat. Diese Unterschiede werden bedingt durch die Größe des Lumens der Zelle, im Verhältniss zur Masse des vorhandenen Protoplasmas. In den Fällen, wo die Zellplatten auf einmal das Lumen der Zelle durchsetzen oder doch nur wenige Bewegungen zu diesem Zwecke ausführen werden, liegt auch der Zellkern annähernd in der Mitte der Zelle; wohingegen die Zellplatte fortschreitend das Lumen wird zu durchsetzen haben, liegt der Zellkern der Wand der Zelle an und theilt sich in dieser Parietallage. — Nach Anlage der Zellwand wird erst zu beiden Seiten derselben eine zusammenhängende Protoplasmaschicht erzeugt. In dieser findet man oft noch zahl-

reiche Körnchen eingebettet, soweit diese nämlich nicht zur Bildung der Cellulosewand verbraucht worden sind. Die Verbindungsfäden werden hierauf undeutlich; sie sinken zu einer strukturlosen Plasmamasse zusammen, die sich an die Wand der Zelle zieht, oder sie verschmelzen zu einigen gröberen Strängen, oder sie verschwinden einfach in dem umgebenden Plasma«. —

Die bisher geschilderten Vorgänge der Zelltheilung können als die typischen betrachtet werden, von denen unter Umständen mehr oder minder abweichende Formen vorkommen. Mit Übergehung vereinzelter Fälle wenden wir uns sofort zu denjenigen Vorgängen, die man bisher als wesentlich verschieden von den oben geschilderten mit dem Namen der freien Zellbildung bezeichnet hatte. Abgesehen von den schon vorhin bei kryptogamischen Pflanzen genannten Fällen ist es besonders die Bildung des Endosperms in dem Embryosack innerhalb der Samenknospe der Phanerogamen, wo die sogenannte freie Zellbildung vorkommt. Man war lange Zeit der Ansicht, dass in dem Protoplasma des Embryosackes gleichzeitig und unabhängig von einander eine große Anzahl von Zellkernen gewissermaßen wie Krystalle aus der Mutterlauge entstehen und um jeden derselben ein Theil von Protoplasma sich ansammelt, der sich dann mit einer Zellhaut umgiebt. Nach STRASSBURGERS Publikationen jedoch entstehen die zahlreich im Protoplasma des Embryosackes sichtbar werdenden Zellkerne ebenfalls durch Theilung eines ursprünglich vorhandenen Zellkernes, indem sich die jeweilig vorhandenen Kerne in rascher Wiederholung durch Zweitheilung vermehren. »Zwischen den frei sich vermehrenden Kernen, sagt der genannte Beobachter, werden in gewohnter Weise Verbindungsfäden sichtbar. In manchen Fällen schwinden dieselben sehr rasch, ohne vermehrt zu werden, in anderen wachsen sie nur mangelhaft an, in noch anderen sieht man hingegen, wie bei gewöhnlicher Zelltheilung, die Verbindungsfäden sich bedeutend vermehren und es tritt eine Zellplatte in denselben auf. — Zwischen der freien Endospermbildung und der Vielzellbildung ist ein Unterschied nicht mehr vorhanden. Sollen nämlich zahlreiche Sporen in einem Sporangium (vgl. Fig. 98) oder zahlreiche Eier in einem Oogonium oder endlich zahlreiche Spermatozoiden in einem

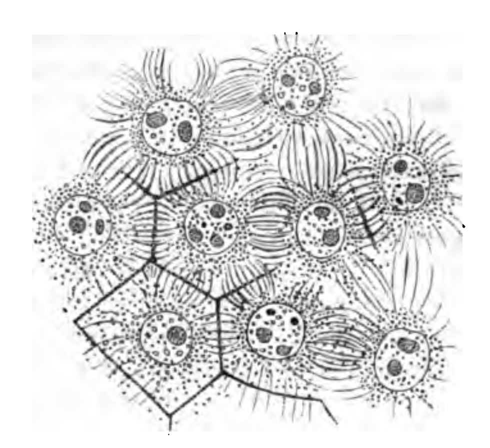


Fig. 106. Beginnende Scheidewandbildung zwischen den durch successive Zweitheilung entstandenen Zellkernen im Embryosack von Agrimonia Eupatorium (sehr stark vergr. nach STRASSBURGER).

Antheridium angelegt werden, so sehen wir in den meisten Fällen die Kerne sich zunächst durch Zweitheilung frei vermehren, in annähernd regelmäßige Abstände anordnen und dann Trennungsschichten auftreten, durch welche die Plasmamasse meist in so viele Abschnitte zerlegt wird, als Zellkerne vorhanden sind. Jeder Zellkern nimmt dann die Mitte einer Zelle ein. Verbindungsfäden sind hier nicht zu beobachten«.

Noch weiter gehen die Abweichungen von der oben geschilderten typischen Form der Zelltheilung und speciell der Kerntheilung bei manchen Algen und Pilzen. So beobachtete z. B. SCHMITZ in den älteren Zellen der Characeen, bei welchen überhaupt die verschiedensten Arten der Kerntheilung zu finden sind, den Fall, dass der Kern durch eine ringförmige Einschnürung in zwei Kerne zerfiel oder es bildete sich im Innern des Kernes eine Spalte, die sich nach auswärts fortsetzte und so zur Zertheilung des alten Kernes hinführte. Es ist übrigens nicht nöthig, auf andere von STRASSBURGER und SCHMITZ beschriebene Fälle der Zellkerntheilung hier weiter einzugehen, dagegen mag die von dem ersteren entdeckte Thatsache, dass zuweilen auch eine Verschmelzung vorher isolirter Zellkerne zu einem stattfindet, miterwähnt werden. Andererseits kommt nach den Angaben von SCHMITZ bei sehr einfach gebauten Fadenalgen, den Chroococaceen, Oscillarieen und Nostocaceen auch der Fall vor, dass in dem Protoplasmakörper der kleinen Zellen ein eigentlich umgrenzter Zellkern gar nicht nachzuweisen ist. Körnchen, welche durch ihre Reaktion gegen Haematoxylin als Nuclein sich kennzeichnen, finden sich in der ganzen Masse des Protoplasmas der Zelle vertheilt.

Wenn die Zelltheilung in der oben geschilderten typischen Weise verläuft, macht das Verhalten des Zellkernes auf den Beobachter leicht den Eindruck, als ob jener es wäre, von dem der Anstoss zur Zellbildung ausginge und als ob die Theilung des Protoplasmakörpers und die spätere Entstehung der Zellwand durch die Thätigkeit des Zellkernes herbeigeführt würde. Es giebt jedoch eine Reihe von Thatsachen, welche zeigen, dass einerseits Zellkerne sich wiederholt theilen können, ohne dass eine entsprechende Zelltheilung nachfolgt, wie es z. B. bei den mit sehr zahlreichen Zellkernen versehenen, großzelligen Algen der Fall ist. Andererseits aber können auch gerade bei diesen Pflanzen Zelltheilungen, d. h. Theilungen des Protoplasmakörpers mit nachfolgender Scheidewandbildung eintreten, ganz unabhängig von der Theilung eines oder mehrerer Zellkerne. Der oben beschriebene typische Vorgang der Zellbildung ist also nur der gewöhnliche und bei höheren Pflanzen fast ausnahmslos vorkommende Fall, aus welchem jedoch nicht geschlossen werden darf, dass die beschriebenen Veränderungen des Zellkernes die Ursache der Zelltheilung selbst sind, vielmehr handelt es sich dabei um eine Coincidenz zweier Vorgänge, die in anderen Fällen getrennt auftreten können: der Kerntheilung und der Zelltheilung selbst.

Es sind jedoch noch einige andere Bemerkungen von allgemeiner Wichtigkeit hier beizufügen. Vor Allem ist die Thatsache zu erwähnen, dass der gesammte Protoplasmakörper mit der in ihm enthaltenen Kernsubstanz unter Umständen, was besonders wieder bei den Algen häufiger vorkommt, ein neues Zellenleben beginnen kann, indem derselbe sich von der schon vorhandenen Zellwand ablöst, durch Wasserausstoßung sich contrahirt, abrundet und den Raum der bisherigen Zellhaut verlässt, um als Schwärmzelle in Form eines nackten Protoplasmakörpers mehr oder minder lange Zeit herumzuschwimmen, sich endlich festzusetzen und nach Bildung einer neuen Zellhaut zu einer neuen Pflanze auszuwachsen. Auch der Fall muss hier erwähnt werden, wo durch Vereinigung zweier bisher einander fremder oder doch von einander völlig getrennter Zellen eine einzige neue Zelle gebildet wird, indem die beiden kernhaltigen Protoplasmakörper mit einander verschmelzen, einen einzigen Körper darstellen, der sich nun mit einer Zellhaut umgiebt und eher oder später zu einer neuen Pflanze auswächst. Erscheinen die beiden verschmelzenden Zellen gleich groß, überhaupt gleichartig, so nennt man den Vorgang Conjugation; diese ist die regelmäßige Fortpflanzungsform bei vielen Algen und manchen Pilzen. Die Conjugation ist aber nur der einfachste Fall der sexuellen Fortpflanzung, deren Wesen darin besteht, dass zwei kernhaltige Protoplasmakörper, welche an und für sich einer weiteren Entwicklung nicht fähig sind, durch ihre Verschmelzung ein entwicklungsfähiges Produkt liefern. In seiner typischen Form aber besteht dieser sexuelle Akt darin, dass eine verhältnissmäßig große, nur aus Protoplasma und Kern bestehende, aber hautlose Zelle, das Ei, sehr kleine, bewegliche Körperchen, die Spermatozoen, in sich aufnimmt und dadurch veranlasst wird, durch Ausscheidung einer Zellwand sich zu einer wahren, mit Haut umgebenen Zelle zu konstituiren, aus der nun eine neue Pflanze hervorgeht. So ist es bei allen Moosen, vielen Algen und sämmtlichen Gefäßkryptogamen. Bei den Phanerogamen dagegen wird die Eizelle durch eine von dem befruchtenden Pollenschlauch in sie übergehende Substanz zur weiteren Entwicklung angeregt. Nach STRASSBURGERS Angabe scheint es, als ob diese befruchtende Substanz wesentlich das Nuclein des Pollenschlauches wäre; ZACHARIAS und SCHMITZ sind der Meinung, dass bei den Kryptogamen das befruchtende Spermatozoid wesentlich aus dem Zellkern seiner Mutterzelle entspringt, so dass es also scheint, als ob bei der Befruchtung es wesentlich um die Übertragung von Zellkernsubstanz speciell des Nucleins aus dem männlichen Organ in die Eizelle sich handle[4]). Eine weitere Verfolgung dieses Themas gehört aber in die später zu behandelnde Theorie der sexuellen Fortpflanzung.

Endlich haben wir mit Rücksicht auf die bisher dargestellten Thatsachen noch einen Blick zu werfen auf die nicht cellulären Pflanzen, die Coeloblasten, Pflanzenkörper von oft namhafter Größe, an welchen Wurzeln und Sprosse, selbst blattbildende Sprosse, Fruchtträger und Sexualorgane

sich ausbilden, ohne dass die innere Substanz durch Zelltheilungen in ein System von Kammern verwandelt würde. Eine solche Pflanze, wie wir sie früher bereits an einigen Beispielen (Caulerpa, Bryopsis, Vaucheria, Mucor) kennen gelernt haben, ist ein vielfach verzweigter Schlauch, dessen verschiedene Ausstülpungen die verschiedenen Organe: Wurzeln, Sprossaxen, Blätter, Sexualorgane, Sporangien u. s. w. darstellen. Die Wandung des Schlauches ist eine Zellhaut, der Inhalt desselben Protoplasma und Zellsaft

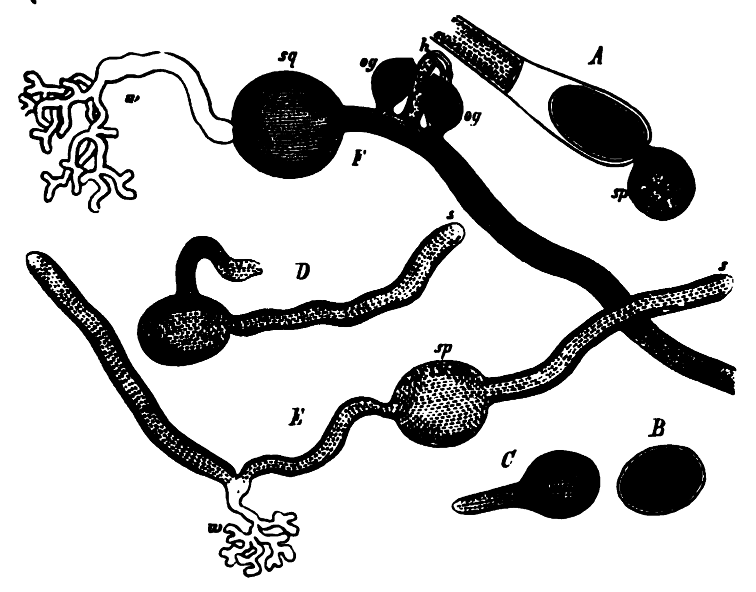


Fig. 167. Vaucheria sessilis etwa 30mal vergr. — *A* Austritt einer Schwärmspore *sp*; *B*, *C* Keimung einer solchen; *D* Keimpflanze ohne Wurzel. *E*, *F* erwachsene Pflanzen mit Wurzel *w*; *sp* überall die ursprüngliche Spore, noch als Anschwellung sichtbar; — bei *F* sind *og* und *h* die Sexualorgane.

und mit alleiniger Rücksicht auf diesen Sachverhalt kann die ganze Pflanze als eine einzige Zelle oder als eine einzellige Pflanze betrachtet werden. Es thut wenig zur Sache, dass unter Umständen an einzelnen Stellen einer solchen Pflanze Querwände in dem Schlauche entstehen. Hauptsache ist, dass hier das Wachsthum, d. h. die Volumenzunahme und äußere Gestaltung, von entsprechenden Zelltheilungen wie bei den übrigen Pflanzen nicht begleitet wird. Desto merkwürdiger erscheint nun die von Schmitz seit 1878 konstatirte Thatsache, dass in dem Protoplasma dieser Coeloblasten zahlreiche, selbst Hunderte und Tausende von Zellkernen enthalten sind, welche bei fortschreitendem Wachsthum der Pflanze sich durch Theilung vermehren und eine bestimmte Anordnung innerhalb des Protoplasmakörpers gewinnen, sich also gewissermaßen so verhalten, als ob es sich um ein bloßes Unterbleiben der entsprechenden Scheidewandbildungen handelte — ein Eindruck, der dadurch noch an Gewicht gewinnt, dass nach Schmitz die Zellkerne an den Vegetationspunkten des Schlauches am zahlreichsten sind,

sich also so verhalten wie in den Vegetationspunkten cellulärer Pflanzen. Indessen ist es durchaus nicht wahrscheinlich, dass wir es bei den Coeloblasten mit Rückbildungen oder reducirten Formen zu thun haben, d. h. wir können nicht wohl annehmen, dass sie aus eigentlich cellulären Pflanzen in der Weise entstanden sind, dass bei der als früher vorhanden angenommenen Zelltheilung derselben die Bildung von Scheidewänden aufgehört habe. Sei dem indessen, wie es will, so bleibt für die physiologische Betrachtung die Thatsache bestehen, dass in dem Protoplasma dieser Pflanzen ein gewisses Quantum von Kernsubstanz, besonders das dafür charakteristische Nuclein, in geformten Portionen und in kleinen Abständen vertheilt und besonders in den Vegetationspunkten dicht zusammengedrängt ist. Durch diesen Sachverhalt gewinnen wir abermals, wie schon früher von anderen Seiten her, einen gewissen Einblick in die wahre Bedeutung der cellulären Struktur der Pflanzen. Wir brauchen uns nur bei einer nicht allzu komplicirt organisirten cellulären Pflanze, einer höheren Alge, einem Moos, selbst einer Gefäßpflanze zu denken, dass innerhalb der von der äußeren Zellwand der Epidermis umgebenen Pflanzensubstanz die Zellwände einfach fehlen, wogegen das Protoplasma mit den in ihm vertheilten Zellkernen sich im Wesentlichen geradeso verhält, als ob jene Zellwände vorhanden wären, so haben wir im Großen und Ganzen die Struktur eines Coeloblasten und umgekehrt brauchen wir uns nur zu denken, dass der innere Raum eines solchen durch zahlreiche Quer- und Längsscheidewände in sehr zahlreiche kleine Kammern eingetheilt sei, deren jede einen oder einige der vorhandenen Zellkerne umschließt, so hätten wir eine gewöhnliche celluläre Pflanze. Es ist aber sehr leicht begreiflich, dass nicht nur die Festigkeit, sondern auch die gegenseitige Abschließung verschiedener Stoffwechselprodukte, die Leitung der Säfte von Ort zu Ort u. s. w. eine größere Vollkommenheit erreichen muss, wenn die gesammte Substanz einer Pflanze durch zahlreiche Quer- und Längswände in scharf von einander abgegrenzte Zellkammern eingetheilt ist.

Anmerkungen zur VII. Vorlesung.

1) Ausführlicheres über das bis zu dieser Stelle des Textes Gesagte findet man in meinem Lehrbuch, dessen IV. Auflage 1874 noch vor den neuen Untersuchungen über die Zelltheilung erschien.

2) Von den zahlreichen Arbeiten Strassburgers über die Zellbildung sei hier nur auf dessen letztes Buch: »Zellbildung und Zelltheilung, Jena, 1880« verwiesen. — Wichtig ist ferner: Flemming, Beiträge zur Kenntniß der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen I und II, im Archiv für mikroskopische Anatomie, Bonn, Bd. XVIII und XX, 1880 u. 81. — Zu vergleichen ist ferner Schmitz, Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne in den Sitzungsber. der niederrhein. Ges. für Nat. und Heilk. zu Bonn, 13. Juli 1880.

3) Die Färbung des Nucleins wird besonders durch Haematoxylin unter Zuhülfenahme von Pikrinsäure, Alaun und anderen Reagentien erzielt, worüber die in der zweiten Anm. genannten Arbeiten nachzusehen sind.

4) Über die Natur der Spermatozoen siehe Zacharias, bot. Zeitg. 1881 Nr. 50, 51.

VIII. Vorlesung.

Gewebeformen und Gewebesysteme.

Genaueres über Hautgewebe und Gefäßbündel.

Mit dem Worte Zellgewebe bezeichnet man im Allgemeinen überhaupt ı zelligen Bau der Pflanzen; im Besonderen aber versteht man unter er Gewebeform eine schich-artige, strangförmige oder stige Masse von Zellen, welche ihrem Wachsthum und in em sonstigen physiologischen rhalten eine gewisse Über-stimmung darbieten und sich n den anderen benachbarten webemassen unterscheiden. ist ein gewöhnliches Vor-mmniss, dass mehrere Ge-ebeformen wieder unter ein-der vereinigt sind, so dass sie n Ganzes von bestimmtem ysiologischem Charakter dar-ellen: eine solche Gewebever-ndung nennen wir ein Ge-ebesystem. Bevor ich jedoch f die Darstellung der Gewebe d Gewebesysteme näher ein-he, ist es vielleicht erwünscht, erfahren, wie der Ausdruck webe überhaupt in die Pflan-anatomie und später auch in Histologie der Thiere ein-führt worden ist. Wir haben es bei diesem Ausdruck nämlich mit einer torischen Merkwürdigkeit zu thun, denn es leuchtet schon aus dem

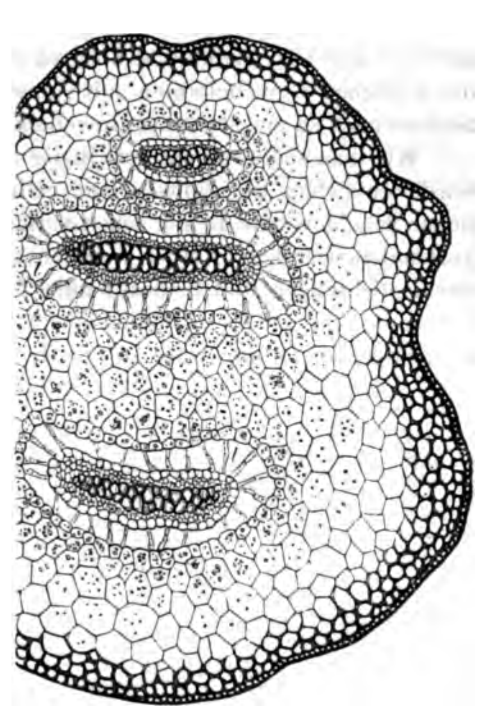


Fig. 108. Querschnitt der Sprossaxe von Selaginella inaequalifolia. Das aus mehreren Zellschichten bestehende Hautgewebe hat dunkelgefärbte dicke Zellwände; das dünnerwandige Grundgewebe umhüllt drei Fibrovasalstränge, die durch große Intercellularräume (*l*) von ihm getrennt sind.

bisher Mitgetheilten ein, dass die zellige Struktur der Pflanzen mit allem Anderen in der Welt mehr Ähnlichkeit als mit einem Gewebe, etwa mit Leinwand, Tuch oder Brüsseler Spitzen u. dgl., was man gewöhnlich Gewebe nennt, besitzt. Dennoch beruht der Ausdruck Zellgewebe auf einer irrthümlich angenommenen Ähnlichkeit der zelligen Struktur mit den genannten Dingen. Einer der ersten Begründer der Pflanzenanatomie nämlich, Nehemia Grew, glaubte (1682) wahrgenommen zu haben, dass das Zellwandgerüst der Pflanzen aus äußerst feinen Fäden bestehe und dass der zellige Bau selbst etwa so zu verstehen sei, wie wenn man eine größere Anzahl von Brüsseler Spitzen auf einander schichtet und in diesem Sinne sprach er von einem Zellgewebe (Contextus cellulosus) der Pflanzen. Obwohl das Irrthümliche dieser Anschauungsweise längst bekannt ist, hat man den Namen doch beibehalten und sogar von der Pflanzenanatomie auf die thierische Histologie übertragen. Man braucht sich darüber nicht zu wundern, denn eine sehr große Zahl anderer wissenschaftlicher Ausdrücke schreibt sich ebenfalls aus früheren irrthümlichen Auffassungen her.

Ich werde in dieser Vorlesung nur versuchen, die allgemeinsten Verhältnisse der Gewebebildung klar zu legen, wobei ich wieder zunächst die typischen Gewebeformen mit Ausschluss mancher abweichender, am Schluss noch zu erwähnender Gewebebildungen ins Auge fasse.

Wie man sich noch aus dem in der letzten Vorlesung Gesagten erinnern wird, entstehen die Zellen einer cellulären Pflanze durch Einschaltung neuer Scheidewände in die schon vorhandenen Zellräume, und indem die vorhandenen zelligen Körper wachsen, werden immer wieder in verschiedenen Richtungen und in bestimmter Zeitfolge neue Scheidewände in die Zellräume eingeschaltet. Daraus aber folgt ohne Weiteres, dass es eine ganz unrichtige Vorstellung wäre, die Zellen eines wachsenden Pflanzenorgans als ursprünglich freie und erst später mit einander verschmelzende Gebilde zu betrachten. Diese unrichtige Ansicht, welche die Phytotomen in früheren Jahrzehnten hegten, musste nothwendig zu der weiteren, aber unbegründeten Annahme führen, dass die Scheidewand zwischen je zwei benachbarten Zellen von vornherein aus zwei getrennten Lamellen bestehe, und dementsprechend glaubte man wieder einen Kitt nöthig zu haben, durch den diese Wandlamellen benachbarter Zellen fest verklebt seien. Diesen Kitt nannte man

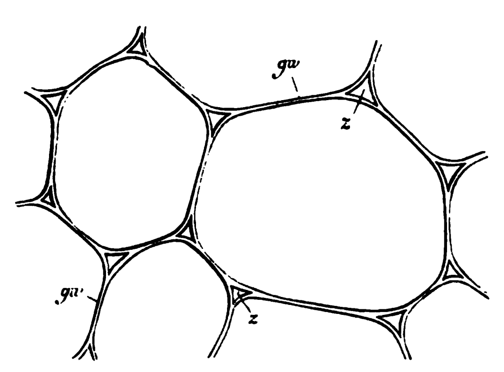


Fig. 109. Querschnitt durch das saftige Parenchym des Stammes von Zea Mais; *gw* gemeinsame Scheidewand je zweier Zellen; *z* durch Spaltung derselben entstandener Intercellularraum.

die Intercellularsubstanz. Die Organisation der Scheidewände, besonders bei dickwandigen Gewebezellen, schien diese Ansicht durchaus zu bestätigen. Dieselbe ist jedoch längst aufgegeben, da wir jetzt wissen, dass jede neue Scheidewand zwischen zwei benachbarten Gewebezellen in Form eines unmessbar dünnen, festen Häutchens auftritt und dass nach der früher angegebenen Entstehungsweise des letzteren nicht der entfernteste Grund vorliegt, dieses Häutchen, die neue Scheidewand, als aus zwei Lamellen bestehend zu betrachten. Wenn später bei fortgesetztem Wachsthum der Gewebezellen die Scheidewand dennoch, nachdem sie dicker geworden ist, als eine doppelte Wandlamelle sich darstellt, oder, wie schon früher erwähnt, in zwei Lamellen sich spaltet, so dass Zwischenräume zwischen den Zellkammern entstehen, so ist das eben Folge einer nachträglichen Spaltung der ursprünglich einfachen Scheidewand in zwei Wandlamellen, nicht aber der Beweis dafür, dass die Scheidewand schon ursprünglich aus zwei solchen Lamellen zusammengesetzt gewesen sei.

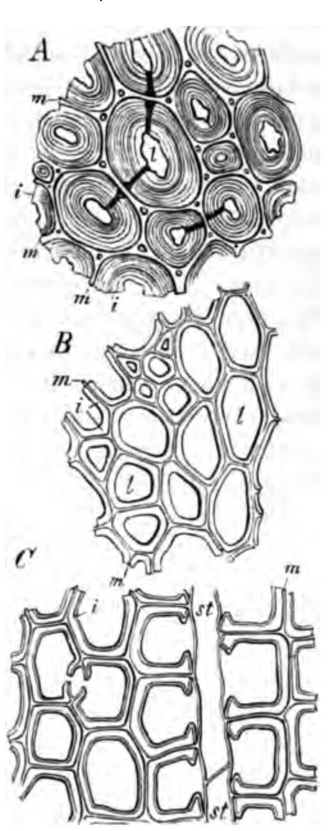


Fig. 110. Querschnitte durch verdickte Zellen mit deutlicher Bildung von Mittellamellen (*m*); *i* ist überall die gesammte, neben dieser liegende Hautsubstanz; *l* das Lumen der Zelle, aus welchem der Inhalt entfernt ist. — *A* aus dem Rindengewebe des Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus; *B* Holzzellen aus dem innern Theil des Holzes eines jungen Fibrovasalstranges von Helianthus annuus; *C* Holz von Pinus silvestris, *st* ein Markstrahl (800).

Erreichen die Scheidewände zwischen benachbarten Zellkammern durch nachträgliches Wachsthum eine beträchtliche Dicke, so bemerkt man, wie Fig. 110 zeigt, zwischen je zwei Kammern nicht eine doppelte Wandung, sondern vielmehr drei Schichten derselben. Der Hohlraum einer jeden der benachbarten Zellkammern ist nämlich von einer mehr oder minder dicken Schicht umschlossen. Zwischen beiden liegt aber eine mittlere Schicht, welche bei chemischen Reaktionen sich gewöhnlich anders verhält als jene: entweder in hohem Grade quellbar oder sehr stark verholzt oder cuticularisirt ist. Ich habe diese Schicht schon vor 15 Jahren, um jede theoretische Deutung über ihre Entstehung auszuschließen, als die Mittellamelle der verdickten Scheidewand benachbarter Zellen bezeichnet.

Als eines der allgemeinsten Ergebnisse der histologischen Forschungen der letzten 4—5 Jahrzehnte ist ferner das hervorzuheben, dass die gesammte innere Struktur auch der höchst organisirten Pflanzen aus Zellen in dem

bisher beschriebenen Sinn entsteht. Die älteren Phytotomen nämlich waren keineswegs der Meinung, dass sich alle Formenelemente hoch organisirter Pflanzen als Zellen betrachten lassen: vielmehr unterschied man drei Hauptformen der ersteren, nämlich Zellgewebe, Fasern und Gefäße. Fasern waren die langgezogenen, oben und unten spitz auslaufenden Elemente des Bastes und des Holzes, Gefäße aber lange, prismatische oder cylindrische Röhren, welche besonders häufig im Holze verlaufen. Es war eines der größten Verdienste MOHLS, nachgewiesen zu haben, dass sowohl die Fasern wie die Gefäße und alle sonstigen Formenelemente der Pflanzen durch fortgesetztes Wachsthum und Formveränderung aus ursprünglichen, gewöhnlichen Zellen entstehen. Wie sich nämlich nach dem früher schon Gesagten aus den Vegetationspunkten der höheren Pflanzen die Blätter, Wurzeln und sonstigen Organe in Form von Auswüchsen hervorbilden, so entstehen auch alle verschiedenen Gewebeformen aus dem embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte. In diesen finden wir nämlich gleichartige, sehr kleine, ganz mit Protoplasma und Zellkern angefüllte, dünnwandige Zellen, die sich bei ihrem Wachsthum durch Einschaltung sehr dünner Scheidewände beständig vermehren. Die jüngsten Organe, welche aus den Vegetationspunkten hervorwachsen, bestehen selbst aus solchem embryonalen Gewebe und in dem Grade, wie die jungen Organe äußerlich an Größe zunehmen und ihre Gestalt vollenden, erfährt auch das embryonale Gewebe im Innern weitere Veränderungen: das anfangs ganz gleichartige Gewebe differenzirt sich in Schichten und Stränge von verschiedener Natur und mit dem Wachsthum der Organe selbst schreitet auch diese innere Differenzirung in verschiedene Gewebeformen und Gewebesysteme fort, bis in den ausgewachsenen Organen die typischen Gewebeformen zu vollständiger Ausbildung gelangt sind. Es ist nicht meine Aufgabe, diese fortschreitende Differenzirung der Gewebeformen aus dem homogenen, embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte und Embryonen hier ausführlicher darzustellen; vielmehr genügt es für unseren Zweck die Gewebeformen und Gewebesysteme in ihrem ausgebildeten Zustand uns klar zu machen. Ich beschränke mich jedoch auch hierbei auf das Nothwendigste; es kommt zunächst nur darauf an, die im Pflanzenreich ganz allgemein verbreiteten Gewebe und Gewebesysteme zu beschreiben, dagegen verschiebe ich die Darstellung aller derjenigen histologischen Verhältnisse, welche ganz besonderen physiologischen Funktionen dienen, bis dahin, wo ich von den letzteren selbst zu reden habe. Wir würden sonst leicht bei dieser Gelegenheit in einen trockenen Formalismus und in eine ermüdende Systematik verfallen, die am besten dadurch vermieden werden, dass wir uns mit den Dingen da beschäftigen, wo sie ihre physiologische Bedeutung gewinnen.

Denken wir uns einen beliebigen Pflanzenkörper aus Zellgewebe bestehend in Wasser, in Erde oder Luft lebend, so tritt immer zunächst die Anforderung an seine Organisation heran, nach außen hin einen genügenden

Abschluss der Gewebemassen gegen die umgebende Welt eintreten zu lassen: eine äußere Schicht von Zellen oder je nach Umständen einige solche Schichten gewinnen eine größere Festigkeit und andere Eigenschaften, durch welche dieser Abschluss nach außen hin gekräftigt wird. So entsteht zunächst die Differenzirung eines Hautgewebes gegenüber der inneren Gewebemasse und es braucht kaum hinzugefügt zu werden, dass dieser Gegensatz um so

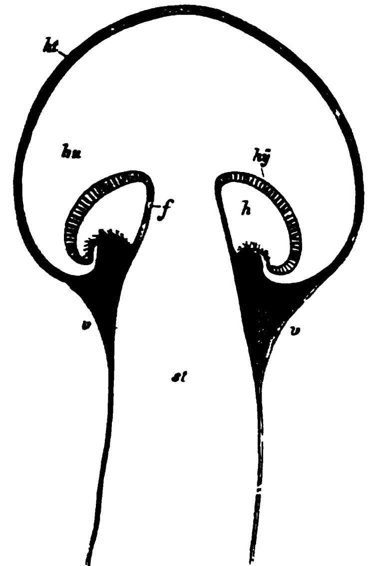


Fig. 111. Fruchtkörper von Boletus flavidus im Längsschnitt, wenig vergr.; *st* Stiel, *hu* Hut, *hy* Hymenium; *v* Velum; *h* der Hohlraum unter dem Hymenium; *f* Fortsetzung der Hymeniumschicht auf den Stiel; — *ht* die abziehbare gelbe Haut des Hutes.

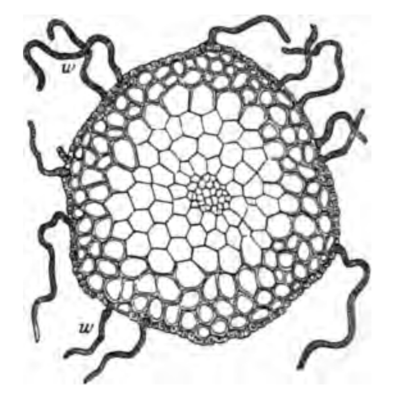


Fig. 112. Querschnitt des Stengels von Bryum roseum (90); *w* Wurzelhaare durch Auswachsen einzelner Zellen der äußersten Zellschicht entstanden.

schärfer hervortreten muss, je mehr es auf einen wirklichen Abschluss nach außen hin ankommt: bei Wurzeln von Landpflanzen, bei den Sprossen untergetauchter Wasserpflanzen, wo die gesammte Oberfläche der Nahrungsaufnahme dient, wird selbstverständlich die Hautbildung eine weniger prägnante sein, als bei Sprossaxen und Blättern, welche in der Luft befindlich sich vor Allem gegen den Verlust ihres Saftwassers durch Verdunstung zu schützen haben, und wenn zufällig echte Wurzeln in dieselbe Lage kommen, wie dies bei den Luftwurzeln der epidendrischen Orchideen und manchen Aroideen der Fall ist, so wird auch bei diesen die Hautbildung eine kräftigere als bei gewöhnlichen Wurzeln.

Erreicht eine aus Zellgewebe bestehende Pflanze eine gewisse Größe, erfolgt eine schärfere Differenzirung von Wurzel und Spross, eine Differenzirung von assimilirenden blattartigen Theilen gegenüber den Sprossaxen, so tritt innerhalb des Pflanzenkörpers die Anforderung hervor, Bewegungsbahnen zu gewinnen, durch welche einerseits die von den Wurzeln aufgenommenen Stoffe den Assimilationsorganen zugeführt, andererseits die dort erzeugte Pflanzensubstanz den übrigen Theilen des Pflanzenkörpers zugeleitet wird. Dies geschieht im Allgemeinen durch fadenartige Anordnungen

langgestreckter Zellen, welche von den Wurzeln durch die Sprossaxen zu den Assimilationsorganen hinlaufen. Auf niederen Organisationsstufen, wie bei den Algen (z. B. vielen Florideen), den Moosen, bleibt es in dieser Beziehung bei der Differenzirung von langgestreckten Zellen, die sich sonst nur wenig von dem übrigen umgebenden Gewebe unterscheiden. Bei höheren Organisationsstufen dagegen, d. h. bei sämmtlichen Gefäßpflanzen, (den höheren Kryptogamen und Phanerogamen) erfahren jedoch diese als Saftbahnen dienenden Gewebestränge eine ganz besondere und complicirtere Ausbildung, sie stellen die Gefäßbündel oder Fibrovasalstränge dar.

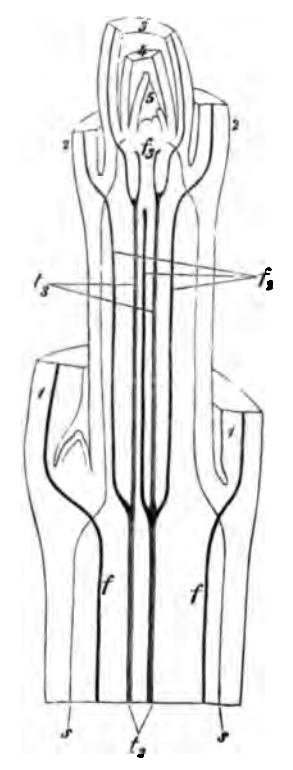


Fig. 113. Sprossgipfel von Tradescantia albiflora durchsichtig gemacht, um den Verlauf der Gefäßbündel zu zeigen; 1, 2, 3 die abgeschnittenen Blätter (nach DE BARY).

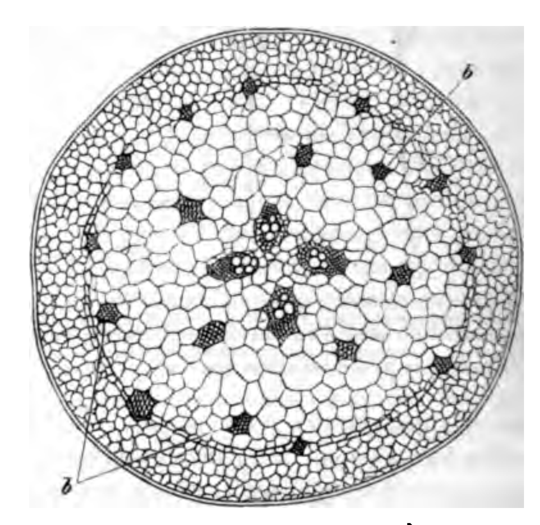


Fig. 114. Querschnitt durch ein junges Internodium der Sprossaxe von Tradescantia albiflora; *b b* Gefäßbündel; das großzellige Gewebe ist parenchymatisches Grundgewebe (nach DE BARY).

So ergiebt sich ganz von selbst und ungesucht bei einiger Überlegung und bei Berücksichtigung der allgemeinsten Lebensbedingungen der Pflanzen eine Dreizahl von Gewebesystemen, welche den hinreichend hoch organisirten Pflanzenkörper zusammensetzten oder besser gesagt in demselben durch Differenzirung entstehen, nämlich das Hautgewebe, die Fibrovasalstränge oder Gefäßbündel und das übrige Gewebe, welches ich schon früher als das Grundgewebe von jenen beiden unterschieden habe. Man hat zwar in neuerer Zeit versucht, diese drei Gewebesysteme in eine größere Anzahl verschiedener Gewebeformen aufzulösen, wobei man jedoch entweder von ganz untergeordneten physiologischen Gesichtspunkten oder gar von rein formal morphologischen Betrachtungen ausging. Ich finde nach

Allem, was in dieser Richtung seit 6—8 Jahren in der Litteratur gesagt worden ist, durchaus keinen Grund, die übrigens fast allgemein acceptirte Eintheilung in die genannten drei Gewebesysteme aufzugeben, um so weniger als sich alle übrigen histologischen Betrachtungen diesen drei Systemen in ungezwungenster Weise einordnen lassen. Dies ist einerseits selbst bei sehr hoch organisirten Gefäßpflanzen möglich, wo wenigstens in den Jugendzuständen der Organe Hautgewebe, Gefäßbündel und Grundgewebe sich ohne Weiteres als die drei wesentlichen Systeme geltend machen, andererseits wüsste ich nicht, wie man bei den Moosen, zumal den höher organisirten Laubmoosen, ebenso wie bei den höher entwickelten Algen diese Dreitheilung umgehen könnte; vielmehr bieten uns die letztgenannten Pflanzenabtheilungen sehr schöne Beispiele von rudimentären Formen der drei Gewebesysteme dar, und ziehen wir endlich die aus den hochentwickelten Typen zurückgebildeten (reducirten oder degradirten) Formen in Betracht, wie wir sie bei phanerogamischen Wasserpflanzen und bei Parasiten vorfinden, so zeigt sich abermals, dass alle übrigen Gewebedifferenzirungen gegenüber den hier geltend gemachten als Nebensache vollständig in den Hintergrund treten.

Wie bei der Betrachtung der äußeren Gliederung der Pflanzen, werde ich nun auch hier zunächst die typisch hoch entwickelten Formen in ihren wesentlichsten Gestaltungsverhältnissen vorführen, um dann auf einige rudimentäre und abgeleitete oder reducirte Formen zurückzukommen. Die typischen Formen der drei Gewebesysteme aber finden wir ganz vorwiegend an den in der Luft entwickelten Sprossen, den Axen und Blättern derselben, ausgebildet und auf diese sollen sich zunächst die hier zu machenden weiteren Angaben beziehen.

Die **Epidermis** ist das noch nicht durch die Bedürfnisse eines höheren Alters veränderte Hautgewebe jüngerer Sprossaxen und Blätter, denn bei echten Wurzeln kann von einer besonders organisirten Epidermis nur selten die Rede sein und selbst bei den untergetauchten Wasserpflanzen ist häufig die äußere Gewebeschicht kaum als eine besonders organisirte von den tieferliegenden zu unterscheiden. In ihrer typischen Form findet sich also die Epidermis an den in der Luft und am Licht ausgebreiteten Blättern und Sprossaxen, nur wenig modificirt auch an unterirdischen. Physiologisch aufgefasst ist, wie schon erwähnt, die Epidermis die das betreffende Organ nach außen hin scharf abgrenzende Gewebeschicht, deren wesentliche Eigenschaften vorwiegend darauf hinauslaufen, die Verdampfung der im Zellgewebe enthaltenen Säfte zu hindern und von außen eindringende schädliche Einflüsse abzuhalten, während andererseits durch mehr oder minder zahlreiche Spaltöffnungen ein Mittel gegeben ist, den im Innern gebildeten Wasserdampf je nach Bedürfniss zu entlassen und zugleich den Ein- und Austritt von Kohlensäure und Sauerstoffgas zu erleichtern. Dies können wir als die eigentliche Aufgabe der Epidermis betrachten, womit

jedoch keineswegs ausgeschlossen ist, dass derselben je nach Umständen die mannigfaltigsten anderen Funktionen zugemuthet werden.

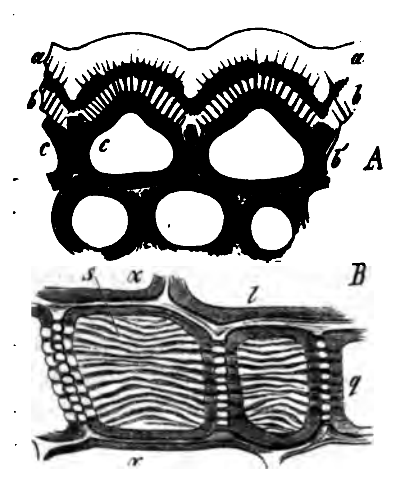


Fig. 115. Epidermis des Blattmittelnerven von *Ilex aquifolium*; *A* Querschnitt, *B* Flächenansicht von aussen, *a b* die sehr dicke Cuticula mit ihren Fortsätzen *b'*; *c* Wand der Epidermiszellen.

Betrachten wir zunächst die dem Abschluss dienenden Einrichtungen der Epidermis. [1]) Sie besteht gewöhnlich aus einer einzigen Schicht von tafelförmigen, seltener säulenförmigen Zellen, deren Seitenwände allseitig ungespalten bleiben, so dass diese Zellenschicht eine meist sehr dünne, aber im Verhältniss zu ihrer Dicke äußerst feste, aus Zellen gebildete Haut darstellt, die sich nicht selten an Blättern und jungen Sprossaxen auf weite Strecken hin abziehen lässt. Die nach außen hin abgrenzende Wand der Epidermiszellen ist gewöhnlich von beträchtlicher Dicke, zuweilen so verdickt, dass der Hohlraum ein relativ unbedeutender wird. In selteneren Fällen ist es die Wand der Innenseite, welche die stärkere Verdickung zeigt. Der Inhalt der Epidermiszellen ist gewöhnlich auch an sehr chlorophyllreichen Blättern und Sprossaxen frei von Chlorophyllkörnern; doch ist es nicht allzu selten, besonders bei Farnkräutern und manchen, besonders im Schatten wachsenden, Phanerogamen, dass der protoplasmatische Wandbeleg auch Chlorophyllkörner enthält und bei untergetauchten Wasserpflanzen kann sogar der Chlorophyllgehalt der äußeren, die Epidermis darstellenden Zellenschicht ein besonders reicher sein. — Der schon durch die Verdickung der Außenwände gekräftigte Abschluss wird jedoch in seiner Wirkung beträchtlich erhöht durch ein gewöhnlich sehr dünnes, zuweilen dickeres Häutchen, welches continuirlich über der Außenfläche aller Epidermiszellen hinläuft und mit dem Namen Cuticula bezeichnet wird. Die Substanz dieser dünnen Haut, deren Eigenschaften mit denen des Korkes im Wesentlichen übereinstimmen, ist von dem Zellstoff verschieden: sie wird von Alkalien aufgelöst, widersteht dagegen der concentrirten Schwefelsäure, welche den Zellstoff verflüssigt und ihre wichtigste Eigenschaft besteht darin, dass sie von Wasser nur schwierig durchdrungen wird, den Ein- und Austritt von Wasser also verlangsamt. Daher ist die Cuticula vorzüglich bei solchen Blättern und Sprossaxen, die einen kräftigeren Schutz gegen die Verdunstung des Zellwassers nöthig haben, besonders dick, z. B. an den Blättern der immergrünen Pflanzen und der Succulenten (z. B. Agave, Aloe, Nadelhölzer, Cactusarten). Sehr häufig wird der durch die Cuticula bewirkte Schutz noch dadurch gesteigert, dass die betreffende Substanz,

das Cutin oder die Cuticularsubstanz, auch in der Außenwand der Epidermiszellen selbst sich einlagert und in dieser die sogenannten cuticularisirten Wandschichten der Epidermiszellen bildet. Als eine noch weiter gehende Steigerung des Abschlusses gegen die Außenwelt, besonders gegen das Eindringen von Regen und Thauwasser, dürfen wir die Bildung von Wachs, zum Theil in der Substanz der Außenwand der Epidermis und der Cuticula selbst, zum Theil auf der Außenseite der letzteren, betrachten. Diese von DE BARY zuerst genau untersuchten Wachsbildungen treten entweder in Form äußerst kleiner Körnchen auf der Oberfläche der Cuticula hervor oder es bilden sich feine Stäbchen oder endlich continuirliche, zuweilen sehr dicke Krusten von Wachs, welche vermöge ihrer fettähnlichen Natur das Wasser an der Epidermis nicht adhaeriren lassen, so dass Regen und Thau, wenn sie an den Sprossen hängen bleiben, gewöhnlich runde Tropfen bilden; taucht man solche mit Wachs überzogenen Blätter in Wasser, so zeigen sie innerhalb desselben eine silberglänzende Luftschicht und nach dem Herausziehen sind sie vom Wasser nicht benetzt, sondern trocken. Durch diese Einrichtung ist das innere Gewebe gegen den Verlust solcher Substanzen geschützt, welche an den mit Wasser direkt in Berührung kommenden Oberflächen hinaus diffundiren würden, — ein Punkt, auf den ich bei anderer Gelegenheit zurückkommen werde. Es leuchtet, um es nebenbei zu bemerken, ein, dass die soeben beschriebenen Einrichtungen bei unterirdischen und submersen Sprossen, welche von außen her Wasser und Nahrungsstoffe aufnehmen, wegfallen.

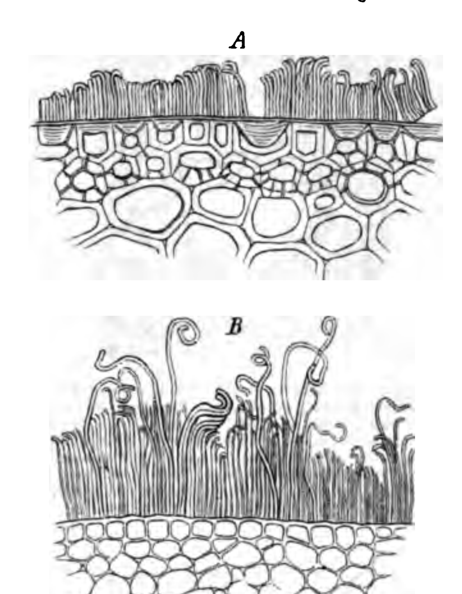


Fig. 116. Epidermis und darunter liegende Gewebeschichten *A* des Internodiums, *B* des Knotens des Halmes von Saccharum officinosum (Zuckerrohr); auf der Oberfläche die Wachsbildungen (DE BARY).

Wenn nun die Blattoberflächen in der angegebenen Weise gegen das Eindringen des Wassers von außen her sowie gegen die ungeregelte Verdunstung des Zellsaftwassers in die Atmosphäre hinaus geschützt sind, so bleibt doch andrerseits das Bedürfniss, je nach Umständen Wasserdampf aus den Assimilationsflächen in die Atmosphäre hinaus zu entlassen, damit neues, von den Wurzeln aufgenommenes, Nahrungsstoffe enthaltendes Wasser in die Assimilationsorgane nachdringen kann und ebenso ist es bei dem Abschluss der Epidermisoberfläche nöthig, dem Eintritt der Kohlen-

säure ebenso wie dem Austritt des durch ihre Zersetzung erzeugten Sauerstoffgases Wege zu verschaffen, die wir in den sogenannten Spaltöffnungen der Epidermis vorfinden. Je kräftiger die Transpiration und deren Folgen, je ausgiebiger die durch das Chlorophyll vermittelte Aufnahme und Zersetzung der atmosphärischen Kohlensäure an einem Organ verläuft, desto zahlreicher sind im Allgemeinen die Spaltöffnungen; daher sind es ganz vorwiegend die grünen Assimilationsorgane, die Laubblätter, an deren Oberflächen sie in ungeheurer Zahl auftreten, während sie den Wurzeln immer fehlen, bei unterirdischen und submersen Sprossen nur gelegentlich und in geringer Zahl, an den oberirdischen Sprossaxen und sonstigen Organen je nach Umständen mehr oder minder zahlreich vorkommen. Die außerordentliche Kleinheit der Spaltöffnungen in Verbindung mit den Eigenschaften der Cuticula, welche dieselben auskleidet, bewirkt nach dem Gesetz der Capillarität, dass Wasser unter gewöhnlichen Umständen in dieselben nicht eintritt, dass ebenso Staub, Pilzsporen u. dgl. durch die Öffnung derselben nicht einzudringen vermögen, während den Anforderungen des Gasaustausches und der Entlassung des Wasserdampfes jederzeit durch eine entsprechende Vermehrung der Zahl dieser feinen Öffnungen genügt werden kann und zugleich besitzt die Pflanze die Fähigkeit, die Weite der Spaltöffnungen je nach Bedürfniss zu vergrößern oder zu verkleinern. Wie außerordentlich gering die Weite auch im Maximalzustand dieser Öffnungen ist, zeigen die Angaben von Mohl, nach denen die sehr großen Spaltöffnungen verschiedener Liliumarten bis höch-

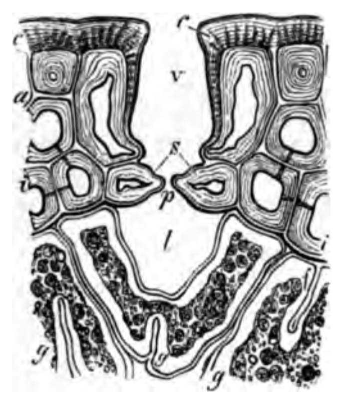


Fig. 117. Querschnitt durch das Blatt von Pinus Pinaster (800). *s* Schließzellen einer Spaltöffnung *p*, unter welcher die Atemhöhle *l* liegt; *v* der Vorhof der Spaltöffnung, umgeben von den Epidermiszellen, deren Cuticula *c* sehr dick ist; *a* die Mittellamelle, *i* die Verdickungsschicht der Sklerenchymzellen; *g* Blattparenchym mit contrahirtem Zellinhalt.

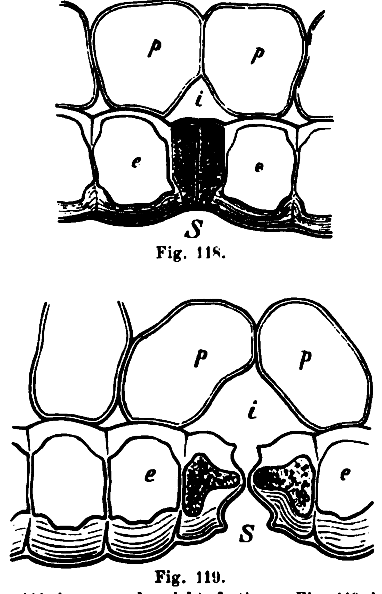


Fig. 118 junge noch nicht fertige, Fig. 119 bereits ausgebildete Spaltöffnung *S* des Blattes der Hyacinthe (Querschnitt); *i* die Atemhöhle; *e e* benachbarte Epidermiszellen; *p p* Blattparenchym.

ns auf $\frac{1}{170}$ Millimeter, die des türkischen Weizens (Zea mais) bis höchstens $_{8}$ Millimeter sich erweitern können und UNGER giebt die Größe der offenen alte für Agapanthus umbellatus auf 0,000 047 Quadratmillimeter an. Diese orme Kleinheit wird nun durch eine entsprechend große Zahl der Spalt-nungen ausgeglichen; an den Laubblättern beträgt dieselbe auf einem adratmillimeter in den häufigsten Fällen 40—100, sehr häufig 100—300, weilen selbst 600—700 und mehr, so dass also die Epidermis eines nur nigermaßen großen Laubblattes von vielen Millionen dieser feinen Öffnun-

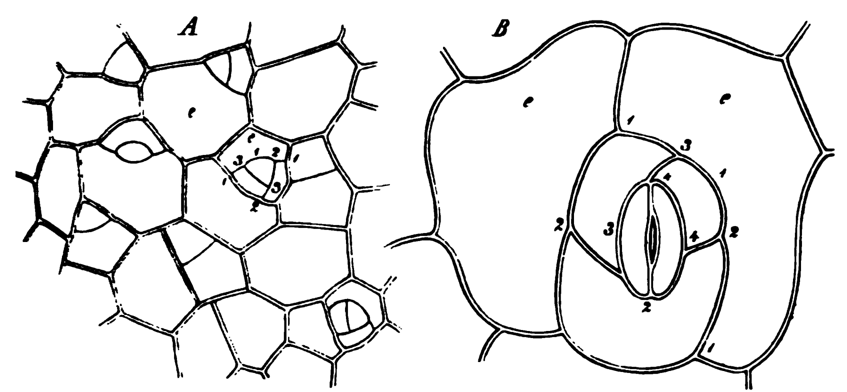


Fig. 120. Entwicklung der Spaltöffnungen auf dem Blatt von Sedum purpurascens. *A* sehr jung, *B* beinahe fertig. -- *e e* Epidermiszellen; die Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der vorbereitenden Theilungen.

gen durchbohrt ist. — Der oben angedeuteten Aufgabe der Spaltöffnungen entsprechend sind dieselben im Grunde weiter nichts als die Ausmündungen der Intercellularräume des inneren Gewebes, welche ganz vorwiegend in den

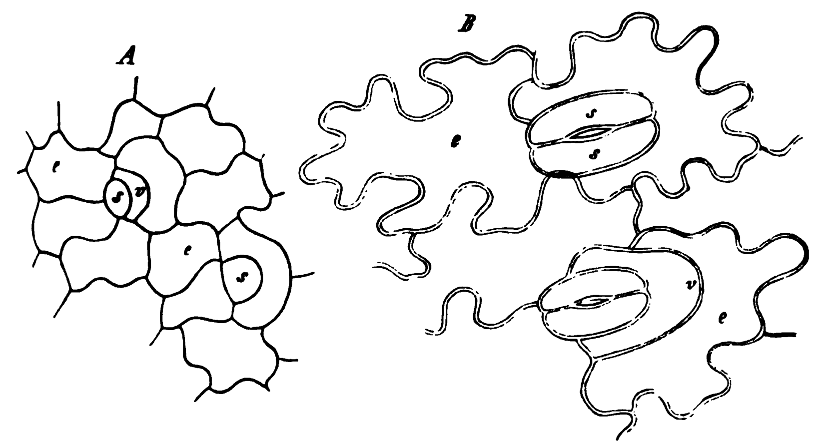


Fig. 121. Entwicklung der Spaltöffnungen von Pteris flabellata (eines Farnkrautes); *A* sehr jung, *B* fast fertig. — *e* Epidermiszellen, *v* vorbereitende Theilung, *s* in *A* Mutterzelle, welche in die beiden Schließzellen *ss* in *B* zerfällt.

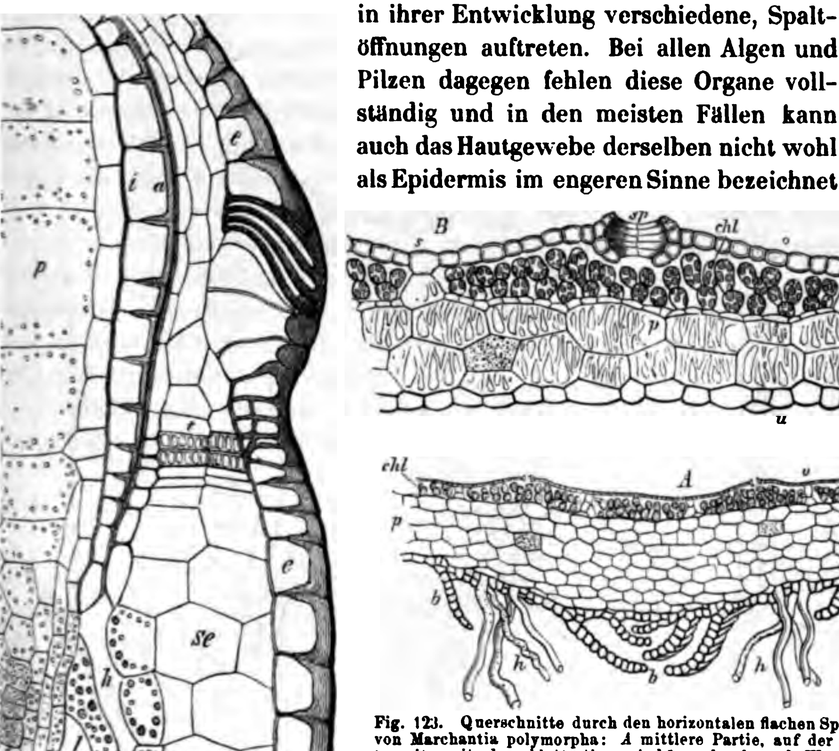
hlorophyllreichen Organen ausgebildet sind und die Spaltöffnungen sind uch wieder nur Intercellularräume zwischen eigenthümlich ausgebildeten pidermiszellen, den sogenannten Schließzellen. Jede Spaltöffnung näm-

lich ist, wo sie die Epidermis durchsetzt, von zwei besonders geformten Zellen, den Schließzellen, umgeben, deren ursprünglich einfache Scheidewand sich gespalten und so den Intercellularraum oder den Porus der Spaltöffnung gebildet hat. Unsere hier beigefügten Figuren lassen den angedeuteten Sachverhalt für unseren Zweck deutlich genug erkennen. Zieht man die Epidermis von Laubblättern ab und breitet dieselbe unter dem Mikroskope aus, so erkennt man leicht die eigenthümlich gebildeten Zellenpaare, die aus je einer Mutterzelle hervorgegangen sind und durch Spaltung ihrer Scheidewand die eigentliche Spaltöffnung erzeugt haben und dieselbe umschließen. Sehr häufig, besonders bei den hochorganisirten Phanerogamen, findet sich um das Paar der Schließzellen herum noch eine Gruppe von eigenthümlich gelagerten und geformten Epidermiszellen, welche vor oder nach der Bildung der eigentlichen Schließzellen aus den benachbarten Epidermiszellen durch entsprechende Scheidewandbildungen und weiteres Wachsthum entstanden sind. Unsere Figuren zeigen einige Fälle von derartigen Nebenzellen der Spaltöffnungen. Als eine besondere Eigenthümlichkeit der Schließzellen ist übrigens noch anzuführen, daß sie, auch wenn die übrige Epidermis frei davon ist, immer Chlorophyllkörner in ziemlich reicher Anzahl enthalten.

Es ist gewiß nicht zweifelhaft, dass die Spaltöffnungen ihrer ursprünglichen Bedeutung nach für den Gasaustausch der assimilirenden Organe und für die regulirte Entlassung des Wasserdampfes bestimmt sind. Dennoch können diese Organe, wie es ja auch sonst so häufig vorkommt, auch ganz anderen Zwecken dienstbar gemacht werden und so finden wir in zahlreichen Fällen und ganz besonders bei den hochorganisirten Phanerogamen, dass die im Übrigen nur wenig modificirten Spaltöffnungen dazu benutzt werden, flüssiges Wasser, welches von den inneren Geweben ausgestossen wird, an die Oberfläche zu befördern. Derartige Spaltöffnungen, welche gewöhnlich an den Rändern der Laubblätter oder an den Zähnen des Blattrandes, seltener an bestimmten Zellen der Blattoberfläche liegen, während unterhalb derselben wasserführende Gefäßbündel endigen, werden als Wasserspalten von den gewöhnlichen Spaltöffnungen, den Luftspalten, unterschieden. Wir kommen später, wenn es sich um die Wasserbewegungen in der Pflanze handeln wird, auf diese modificirten Spaltöffnungen zurück.

Verfolgt man die Hautbildung von den Gefäßpflanzen ausgehend zu den einfacher organisirten Gruppen hinab, so finden wir besonders bei den Muscineen, da wo es sich nicht um einfache Gewebeschichten sondern um chlorophyllhaltige Gewebekörper handelt, vielfach noch eine vollständig typische Epidermis und besonders auch Spaltöffnungen in derselben. Bei den Laubmoosen ist es die auch sonst histologisch hoch organisirte, sporenbildende Kapsel, an welcher in einer hoch ausgebildeten Epidermis auch Spaltöffnungen auftreten und unter den flachsprossigen Lebermoosen sind

die aus mehreren Zellenschichten zusammengesetzten Sprosse, an deren berfläche auffallend große und von dem typischen Bau abweichende, auch in ihrer Entwicklung verschiedene, Spaltöffnungen auftreten. Bei allen Algen und Pilzen dagegen fehlen diese Organe vollständig und in den meisten Fällen kann auch das Hautgewebe derselben nicht wohl als Epidermis im engeren Sinne bezeichnet



122. Funaria hygrometrica. Theil des ...chnitts der unreifen Kapsel; *e* Epider... *p* Parenchym, *i a* verdickte Wände, ... später das innere und äußere Peristom bilden.

Fig. 123. Querschnitte durch den horizontalen flachen Spross von Marchantia polymorpha: *A* mittlere Partie, auf der Unterseite mit den blattartigen Anhängseln *b* und Wurzeln *h* (30); *B* Randpartie des Sprosses stärker vergr. — *p* farbloses, netzartig verdicktes Parenchym; *o* Epidermis der Oberseite; *chl* die chlorophyllhaltigen Zellen; *sp* Spaltöffnungen; *s* Scheidewände zwischen den breiten Intercellularräumen; *u* untere Epidermis mit dunkel gefärbten Zellwänden.

werden, obgleich überall da, wo das Gewebe der Pflanzen aus mehreren Schichten besteht, die äußere Schicht, aus einer oder mehreren Zellenlagen gebildet, so organisirt ist, dass sie einen schärferen Abschluß gegen die Außenwelt darstellt; besonders schließen die Zellen der äußeren Schicht ohne Zwischenräume zusammen, sind wie auch die Epidermiszellen der höheren Pflanzen gewöhnlich etwas kleiner als die des inneren Gewebes und auf der Außenseite cuticularisirt oder von einer Cuticula überzogen und selbst bei solchen Organen, wo eine einzige Zellschicht das Gewebe darstellt, wie bei den Prothallien der Farne, den Blättern der Moose, bei ...ielen Algen, und wo bei letzteren der Vegetationskörper nur aus quergetheilten Fäden oder selbst nur aus vereinzelten Zellen besteht, da finden ...ir noch immer an der Oberfläche wenigstens cuticularisirte Außenschichten ...er Zellwand oder geradezu eine wirkliche Cuticula, die auch den vereinzelten Zellen der Gefäßpflanzen, den Sporen und Pollenkörnern, nicht fehlt, ... ihnen oft sogar besonders kräftig ausgebildet ist.

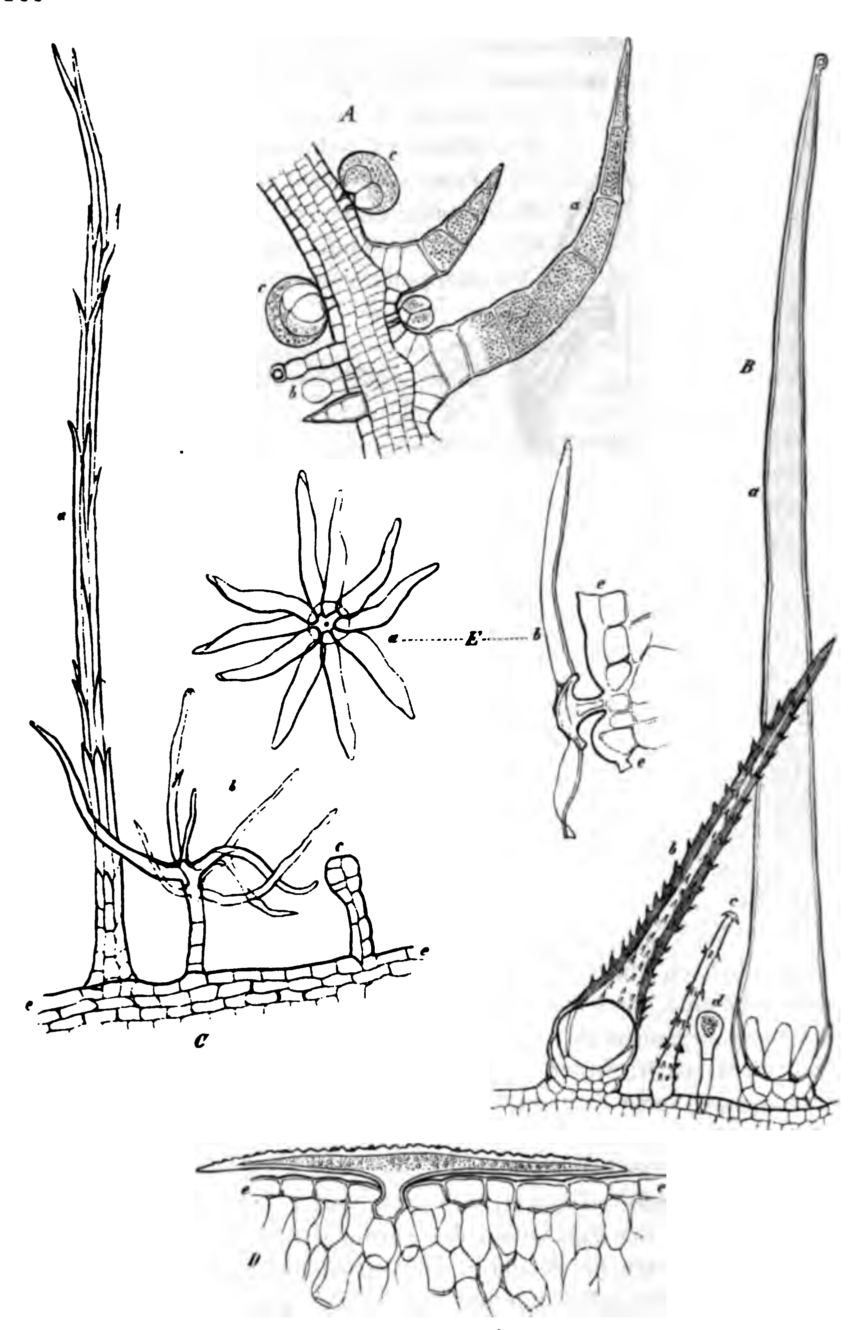


Fig. 124. Beispiele von Haarformen: *A* von Plectranthus fruticosus; *B* Cajophora lateritia; *C* Hie[r]cium piliferum; *D* Cheiranthus Cheiri (nach DE BARY).

Zu den charakteristischen Eigenthümlichkeiten der Epidermis, beso[n]ders der Gefäßpflanzen, gehören die Haarbildungen. Im engeren Si[nne]

des Wortes versteht man darunter Auswüchse einzelner Epidermiszellen, die jedoch durch ihr Wachsthum und ihre physiologischen Anpassungen die allerverschiedensten Formen annehmen können. Je nach Umständen sind diese Auswüchse der Epidermiszellen warzenartige Hervorragungen, Blasen, langgezogene Schläuche, schildartig ausgebreitete Schuppen, stachelförmige Auswüchse oder weiche wollenartige Überzüge u. s. w. Dabei können diese Auswüchse einfache Schläuche bleiben oder, indem sie weiter wachsen, durch mehr oder minder zahlreiche Quer- und Längstheilungen in vielzellige Organe sich umwandeln. Unter den Gefäßpflanzen giebt es nur wenige, wie die oberirdischen Sprosse der Equiseten, die Coniferen und Wasserlinsen (Lemnaceen), denen die Haarbildung überhaupt fehlt. Gewöhnlich ist sogar eine und dieselbe Pflanze mit verschiedenen Arten von Haaren besetzt, oft so dicht, dass von der Oberfläche der Organe kaum etwas anderes als diese zu sehen ist.

Es dürfte kaum eine andere Art von Organen im Pflanzenreich geben, an denen die zwei verschiedenen Principien, einerseits der bloße Gestal-

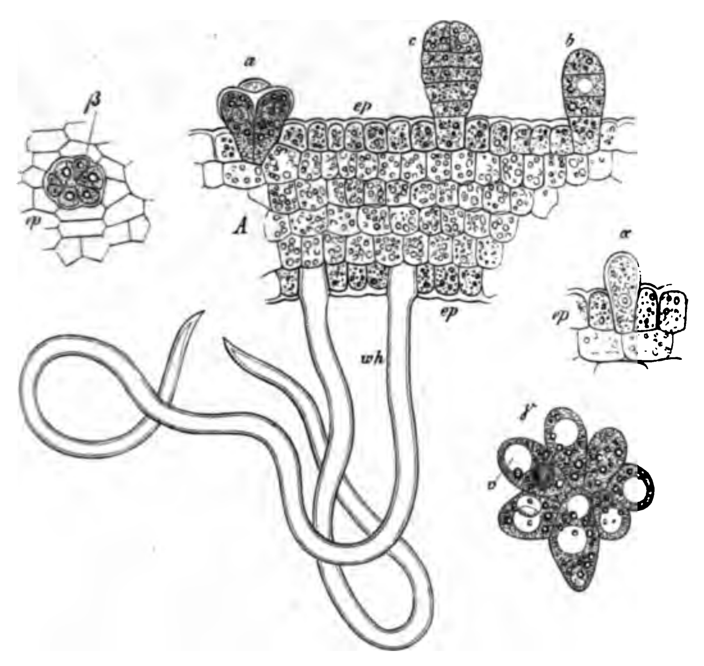


Fig. 125. Entwicklung der Haare auf dem Kelch einer Blüthenknospe von Althaea rosea (300); *wh* in *A* Wollhaare der Innenseite; *b* und *c* Drüsenhaare in verschiedenen Entwicklungszuständen, bei *α* (rechts) erste Anlage eines Drüsenhaares; *ep* bedeutet überall die (noch junge) Epidermis. Die Figuren *a* in *A*, das *β* (links) und *γ* (rechts unten) zeigen die ersten Entwicklungszustände der Sternhaare (besser Haarbüschel), deren spätere Zustände in Fig. 126 zu vergleichen sind; in *A a* ist das Haar im Längsschnitt, *β* und *γ* in der Ansicht von oben gezeichnet; die Zellen sind reich an Protoplasma, in diesem beginnt *γ* die Bildung von Vacuolen (*v*).

tungstrieb der organischen Substanz, andrerseits die Anpassung an bestimmte Lebenszwecke so deutlich zur Anschauung kommen, wie bei den

Haaren. Einerseits finden wir nämlich, dass solche in constanter Form nahezu ganzen Familien eigenthümlich sind, wie z. B. die großen Borstenhaare der Boragineen, die Sternhaare der Cruciferen, die Büschelhaare der Malvaceen u. s. w., ohne dass sich für derartige Vorkommnisse irgend ein Nutzen für die betreffende Pflanze erkennen ließe. Andrerseits finden wir dagegen eine große Mannigfaltigkeit von Haarformen, deren biologische Bedeutung kaum zweifelhaft sein kann und deren Vorhandensein innerhalb enger Verwandtschaftsgruppen wechselt. Zu den einfachst gebildeten und doch wichtigsten Haarformen gehören die schon früher erwähnten Wurzelhaare: einfache, zu langen Schläuchen auswachsende Ausstülpungen der Oberflächenzellen der Wurzeln, welche, wie ebenfalls schon gezeigt wurde, eine so überaus wichtige Rolle bei der Aufnahme des Wassers und der mineralischen Nährstoffe, besonders bei den Landpflanzen, spielen. Viel mannigfaltiger sind die physiologischen Verwerthungen der Haare an den in Luft befindlichen Sprossen, sowohl Blättern wie Sprossaxen. Da finden wir zunächst Haarformen von einfachstem Bau, lange, gewundene, dünnwandige,

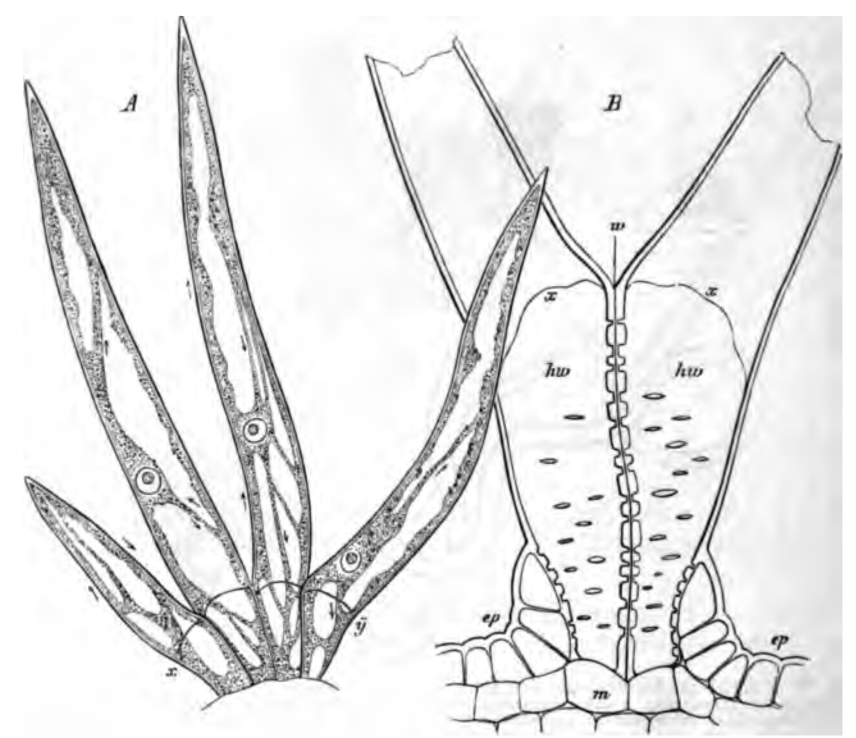


Fig. 126. *A* Sternhaar auf dem Kelch der jungen Blüthenknospe von Althaea rosea; am Protoplasmasack jeder Zelle liegen dickere Protoplasmaportionen, welche in strömender Bewegung (durch die Pfeile angedeutet) begriffen sind. — *B* Epidermis *ep* mit dem Basalstück eines ausgewachsenen Sternhaares, den Bau der Wandung zeigend (550).

ihren saftigen Inhalt sehr bald verlierende Schläuche, die Wollhaare, welche an den jüngeren Sprosstheilen vor der völligen Entfaltung derselben wol-

lige Überzüge darstellen und so als Schutzmittel gegen äußere schädliche Einflüsse für die Knospentheile aufzufassen sind; derartige Behaarungen finden wir z. B. an den in Entfaltung begriffenen Knospen der Rosskastanie, der Alpenrosen, verschiedener Aralien u. s. w., wo dieselben bei vollständiger Entfaltung der Sprosstheile sich von der Epidermis so ablösen, dass später von ihrem früheren Vorhandensein keine Spur mehr übrig bleibt. In anderen Fällen dagegen bleiben diese lufthaltigen, saftlosen, zuweilen verzweigten, vielzelligen und sonstwie geformten Wollhaare auch an den vollständig ausgebildeten Sprosstheilen erhalten, die sodann im erwachsenen Zustand wie mit einer weißen, glänzenden Wolle bedeckt erscheinen, wie z. B. die Blätter des Wollkrautes (Verbascum), von Stachys Germanica u. s. w. Eine sehr häufig vorkommende Form von Haaren sind die Drüsenhaare: gewöhnlich aus einem kurzen oder langen Stiel und einem darauf sitzenden Köpfchen gebildet, in welch letzterem ätherische Öle, Harze, Gummi, starkriechende Stoffe u. s. w. ausgeschieden werden, die wir daher in die später näher zu betrachtende Kategorie der Sekretionsorgane verweisen. In diese Kategorie von Organen gehören die sogenannten Leimzotten: meist vielzellige, sehr verschieden gestaltete Haare an den jungen Knospentheilen verschiedenster Pflanzen (z. B. Rumex, Ribes, Alnus, Syringa), aus denen in Berührung mit Wasser ein balsamisches Gemenge von Gummi und Harzen hervorquillt, welches die Oberflächen der sich entfaltenden Knospentheile überzieht und später verschwindet. Gewöhnlich untermengt mit derartigen Sekretionshaaren kommen bei sehr vielen Phanerogamen Stachelhaare verschiedenster Form vor: lange, konisch auslaufende, zugespitzte Auswüchse, deren Wandung gewöhnlich stark verkieselt ist und unter denen die Brennhare der nesselartigen Pflanzen (Urticaceen), der Loasaceen und anderer besonders zu erwähnen sind. Gewöhnlich bildet das Gewebe der Sprossaxen und Blätter an der Basis solcher Haare polsterartige Auswüchse, was auch dann der Fall ist, wenn es sich um die Kletterhaare der schlingenden Stengel (z. B. des Hopfens) handelt. Dieselben bilden aus

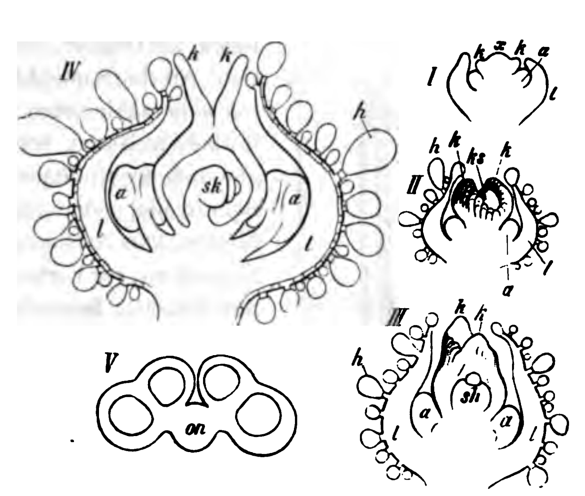


Fig. 127. Chenopodium Quinoa; *I—IV* Entwicklung der Blüthe (Längsschnitt): *l* der Kelch mit Drüsenhaaren *h* besetzt, *a* Antheren, *k k* Carpell, *sk* Samenknospe, *x* Scheitel der Blüthenaxe. *V* Querschnitt einer Anthere mit vier Pollensäcken am Connectiv *on* (stark vergr.).

einer kurzen, der Epidermis eingesenkten Basis nach einer oder zwei oder mehreren Seiten hin hakenförmige oder nadelartige, dickwandige, sehr harte Auswüchse, welche offenbar mit dazu beitragen, die Reibung der schlingenden Stämme an ihren Stützen zu vergrössern. Bei manchen insektivoren Pflanzen sind es Drüsenhaare, welche peptonisirende, verdauende Säfte ausscheiden und auf diese Weise sogar zur Ernährung der Pflanze beitragen (Pinguicula, Drosera). Dagegen erscheinen wieder die aus schmaler Basis entspringenden, in Form eines strahlig gebauten Schildes der Blattoberfläche dicht anliegenden, schildförmigen oder schuppenartigen Haare (z. B. bei Elaeagnus), ebenso die sternförmigen oder büschelartigen, aus einer Epidermiszelle hervorgegangenen Haare z. B. der Pappelrosen (Althaea) als Organe von ganz unbekannter Funktion. An den Samenkörnern und kleinen Früchten sehr zahlreicher Phanerogamen finden wir lufthaltige Haare, welche zum Theil als weiche, gewundene Wollhaare (z. B. auf den Samen der Baumwolle) oder als steife Borsten auftreten (Samen von Asclepias Syriaca). Sie dienen als Flugorgane zur Verbreitung der Samen und kleinen Früchte; besonders schön ausgebildet sind sie an dem sogenannten Pappus vieler Compositen und Valerianeen. Von den Stachelhaaren aus finden wir ferner eine Reihe kräftigerer Auswüchse der Epidermis, welche aus hartem, verholztem Gewebe bestehend unter dem Namen von Stacheln die Sprossaxen und zuweilen die Blattrippen vieler phanerogamer Pflanzen besetzen. Manche derselben, die entweder als Schutz gegen die Angriffe größerer Thiere oder als Kletterorgane dienen, sind gleich den Haaren bloße Epidermisauswüchse, wie z. B. die Stacheln der Brombeeren; häufiger dagegen nimmt an der Bildung der Stacheln neben der Epidermis auch das tiefer liegende Gewebe Theil, selbst Gefäßbündel können in dieselben endigen. Schließlich mögen die flächenförmig ausgebreiteten, verhältnißmäßig oft recht großen, in ausgebildetem Zustande saftleeren Haare zahlreicher Farne erwähnt werden, die besonders den Blattstiel und die Blattrippen dieser Pflanzen zuweilen mit einem dichten »rauschenden« Überzug besetzen.

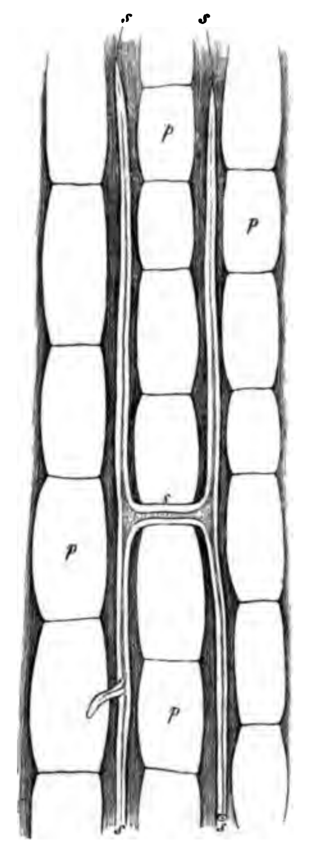


Fig. 128. Partie aus einem Längsschnitt des Blattstieles von Monstera deliciosa (einer Aroidee); *pp* Parenchym, *ss* eine *H*-förmige Sklerenchymzelle, oder inneres Haar.

Gewiß verdanken die Haarbildungen ihre Existenz und große Mannigfaltigkeit dem Umstande, daß sie aus der freien Oberfläche der Pflanzen

ungehindert hervorwachsen können. Daher finden sich Zellen und Gewebekörper, welche genau das Aussehen gewöhnlicher Haare besitzen, überhaupt an solchen Stellen, wo freier Raum zur Bildung derselben vorhanden ist; so z. B. bilden sich einzelne Zellen im inneren Gewebe, welches von großen geräumigen Intercellularräumen durchsetzt ist, in Form von Haaren aus. Zu den auffallendsten derartigen Vorkommnissen gehören die Sternhaare in den von großen Intercellularräumen durchsetzten Blattstielen der Nymphaeaceen und bei vielen tropischen Aroideen, deren Gewebe durch solche innere, haarartige Bildungen sogar eine zähe, faserige Struktur gewinnt. Nach dem angegebenen Princip, wobei es sich eben weniger um die Epidermis als Standort der Haare, als vielmehr um den freien Raum zur Entfaltung langer Auswüchse handelt, kommen nun Haare oft von sehr beträchtlicher Länge auch an solchen sehr einfachen Pflanzen (Algen und Pilzen) vor, bei denen von einer echten Epidermis, ja nicht einmal von einer gesonderten Hautschicht die Rede sein kann: die Haare sind in solchen Fällen einfach Auswüchse der freien Oberfläche an flächenförmig ausgebreiteten, einschichtigen Gewebemassen, wie z. B. bei der Alge Coleochaete scutata, oder sie bilden sich am Gipfel eines aus Zellen bestehenden Fadens.

Bei der oben angedeuteten, außerordentlich mannigfaltigen Struktur und biologischen Bedeutung der Haare leuchtet es von selbst ein, dass dieselben auch in ihrer materiellen Beschaffenheit die allergrößten Unterschiede darbieten. Es lässt sich daher auch kaum etwas Allgemeines über dieselben sagen, als dass sie sämmtlich in ihren Jugendzuständen eben Zellen oder Zellentheile oder Zellencomplexe sind, dass ihre Haut ursprünglich aus Zellstoff, ihr Inhalt aus Protoplasma und Zellsaft besteht; allein mit der weiteren funktionellen Ausbildung können die allerverschiedensten Veränderungen auftreten: Protoplasma und Zellsaft können entweder vollständig verschwinden, die ausgebildeten Haare also leere Schläuche darstellen, wie die der Baumwolle und zahlreiche andere Wollhaare, oder im Gegensatz dazu bleibt der Zellinhalt nicht nur erhalten, sondern das Protoplasma wird sogar besonders stark ernährt und zeichnet sich dann durch Cirkulationsbewegungen und sonstige Lebenseigenschaften aus, wie bei den Brennhaaren der Nessel, den Sternhaaren von Althaea, den gegliederten Haaren an den Staubfäden von Tradescantia und in vielen anderen Fällen. Je nach Umständen und der biologischen Bedeutung entsprechend bleibt die Zellwand dünn und geschmeidig, in anderen Fällen verdickt sie sich, verkieselt, sie wird steinhart — ein Vorgang, der sich auf das Gewebe an der Basis des Haares fortsetzen kann, besonders schön z. B. bei den Kürbispflanzen: oder im Gegensatz dazu verschleimen gewisse Schichten der Zellhaut des Haares und quellen in Berührung mit Wasser auf oder es lagert sich zwischen der feinen Cutikula desselben und der inneren Zellwandschicht balsamartige Substanz (ätherisches Öl, Harz) ein; oder endlich die

Haarköpfchen bedecken sich mit Wachsfäden, wie auf der Unterseite d Blätter des Farnkrautes Gymnogramme calomelanos u. a.

Gegenüber den zahlreichen Haarformen, die wir als Organe bestimmt Funktionen bezeichnen können, ist das häufige Vorkommniss solcher Haa von besonderem Interesse, an denen eine biologische Bedeutung weder : erkennen noch wahrscheinlich ist. So finden wir z. B. bei manchen Wasse pflanzen eine ungemein dichte Behaarung, besonders der jungen Spros theile z. B. bei den Seerosen (Nuphar), während wieder bei anderen Wasse pflanzen von ganz gleicher Lebensweise diese Behaarung fehlt. —

Das Zweite der oben genannten Gewebesysteme sind die **Gefässbünd oder Fibrovasalstränge.** Ich habe schon angedeutet, dass man d einfachsten rudimentären Formen derselben schon bei manchen aus G webekörpern bestehenden Algen sowie in den kräftiger entwickelt Sprossen der Moose vorfindet, wo sie im Allgemeinen als strangartige Bünd von dünnwandigen, durch ihre Länge vor dem übrigen Gewebe ausgezeicl neten Zellen bestehen. Die typische Form der Gefäßbündel jedoch ist e so wesentliches Merkmal der höheren Kryptogamen und Phanerogame dass man diese beiden Abtheilungen von Alters her unter dem Namen d Gefäßpflanzen den Muscineen und Thallophyten als den sogenannten Zelle pflanzen gegenüberstellt. Die typischen Gefäßbündel verlaufen in For dünner Fäden von oft beträchtlicher Länge durch das saftige Grundgewel der Wurzeln, Sprossaxen und Blätter. In den Wurzeln, wie früher schc erwähnt, verläuft jedesmal nur ein und zwar in der Axe derselben liegend Strang, an welchen sich die Stränge der Nebenwurzeln ansetzen. Es i jedoch fraglich, ob diese Wurzelstränge nicht vielmehr als aus zwei, drei, vi und mehr eigentlichen Gefäßbündeln zusammengesetzt zu betrachten sin

Viel mannigfaltiger sind die Verhältnisse in den Sprossaxen; nur b manchen Wasserpflanzen durchsetzt ein einziger Gefäßbündelstrang di Interfoliartheile bis zum Vegetationspunkt hinauf und bezüglich seiner mor phologischen Natur gilt von ihm wahrscheinlich dasselbe, wie von den axile Wurzelsträngen. An diesen sogenannten stammeigenen Strang setzen sic die Gefäßbündel der Blätter an. Der gewöhnliche Fall jedoch ist der, das eine größere Zahl von sechs, acht, zehn oder selbst von Hunderten einzelne dünner Gefäßbündel in einer Sprossaxe verlaufen und zwar gewöhnlich so dass jedes einzelne Gefäßbündel in seinem unteren Verlaufe der Sprossax angehört, mit seinem oberen Schenkel aber in ein Blatt hinausbiegt, s zwar, dass jedes Blatt eins, zwei, drei oder viele solche Gefäßbündelendi gungen der Sprossaxe in sich aufnimmt. Im Innern der letzteren aber setze sich die einzelnen Bündel in der Art an einander, dass das untere End eines jeden irgendwo an dem Verlaufe eines älteren in ein tieferstehende Blatt einbiegenden Stranges sich anschließt. Im Übrigen herrscht eine groß Mannigfaltigkeit in dem sonstigen Verhalten der Stränge innerhalb de Sprossaxen sowie der Blattstiele und besonders ist auf die querverlaufende

Strangverbindungen an solchen Stellen der Sprossaxen hinzuweisen, welche als sogenannte Knoten angeschwollene Stellen nächst dem Blattursprung darstellen oder als Diaphragmen an den entsprechenden Stellen im Innern

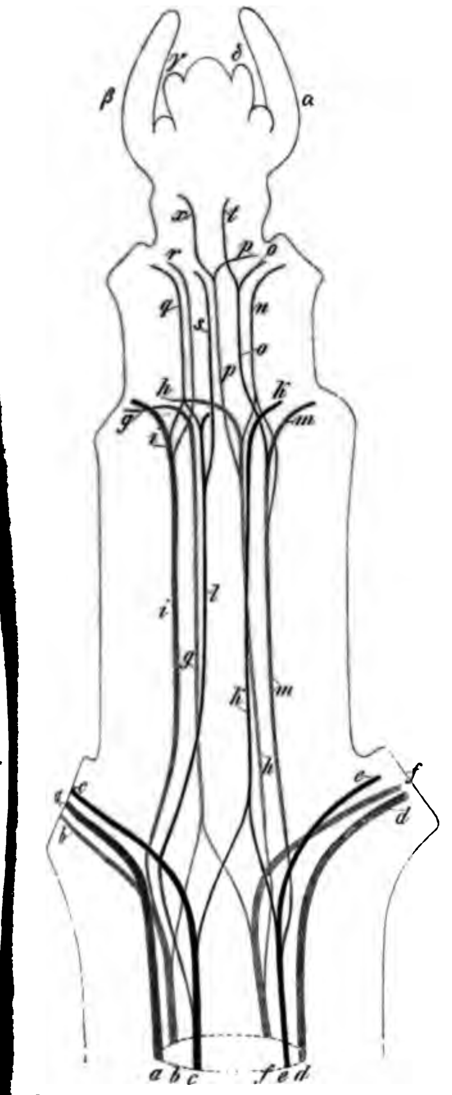


Fig. 129. Clematis Viticella nach NÄGELI. Durchsichtig gemachter Sprossgipfel um den Verlauf der Gefäßbündel zu zeigen, deren obere Enden in die Blätter hinausbiegen. Die jüngsten Blätter α—δ haben noch keine Gefäßbündel.

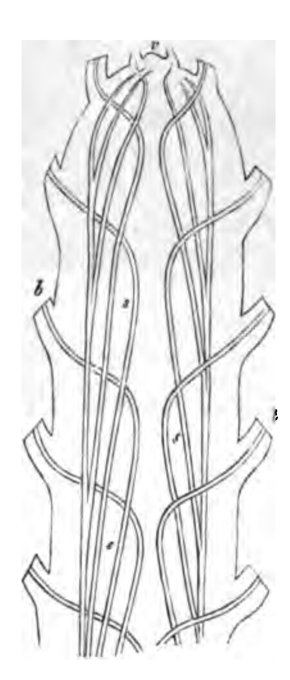
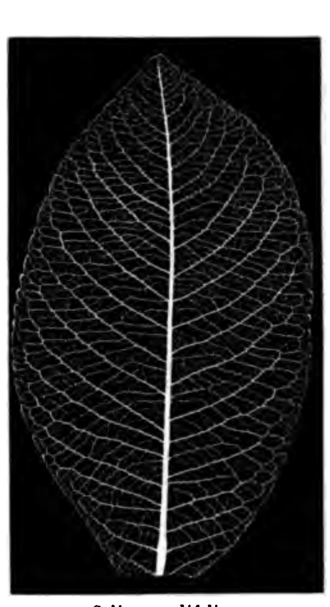


Fig. 130. Schema des Verlaufs der Gefäßbündel bei einer monocotylen Pflanze (Palmentypus) nach FALKENBERG. *b b* Blattbasen, *v* der Vegetationspunkt des Sprosses.

hohler Stengel (besonders deutlich bei den Gräsern) vorkommen. Außer diesen (den Axen und Blättern) gemeinsamen Strängen kommen jedoch nicht selten auch noch stammeigene vor, deren obere Enden nämlich im Vege-

tationspunkt der Sprossaxe weiter wachsend nicht in Blätter ausbiegen.
den Blattflächen selbst, zumal in der Lamina der grünen Laubblätter, ve
laufen die Gefäßbündel innerhalb der früher schon beschriebenen Bla
rippen, wo sie von einer besonderen Parenchymhülle umgeben sind; il
gewöhnlich sehr feinen Endigungen aber verlaufen, ohne äußerlich vor
springen, im grünen Blattparenchym selbst und bilden dort das feine Ad
netz, durch welches besonders die breiten Dicotylenblätter ausgezeichn
sind oder sie verzweigen sich daselbst dichotomisch wie bei manchen Far





Salix grandifolia. *Convallaria latifolia.*
Fig. 131. Verlauf der Gefäßbündel (Nervatur) in Blättern.

blättern oder streichen in flachen Bögen oder fast geradlinig in den Blätte
der Monocotylen hinauf — Verhältnisse, die wir von einem anderen G
sichtspunkt aus schon früher ins Auge gefasst haben und später noch b
trachten werden.

Gewöhnlich sind die Gefäßbündel sehr dünn, in saftigen Sprossaxe
dünneren Wurzeln, in der Nervatur der Blätter häufig kaum von der Dic
eines Menschen- oder Pferdehaares, zuweilen jedoch auch bis zur Dic
eines gewöhnlichen Zwirnfadens und noch stärker anschwellend: nur
den Stämmen der Baumfarne, wo sie bandartig breit sind und ein grol
Maschennetz bilden, erreichen sie im Querschnitt beträchtlichere Dime
sionen. Im Allgemeinen sind sie auf Quer- und Längsschnitten der Orga
zumal im durchfallenden Licht, mit unbewaffnetem Auge gerade n
deutlich zu erkennen: enthalten sie stark verholzte Elemente, was all

dings nur bei Landpflanzen vorkommt, und sind sie in Folge dessen zähe und hart, so kann man sie oft auf weite Strecken hin aus den Geweben in

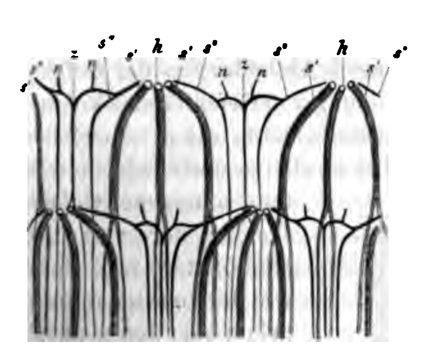


Fig. 132. Sambucus Ebulus; die Blattspurstränge in zwei Internodien: sie liegen in einer Cylinderfläche, die hier auf eine Ebene ausgebreitet ist; jedes Internodium trägt zwei opponirte Blätter, jedes Blatt empfängt aus dem Stamme je einen mittleren Strang *h* und je zwei starke seitliche Stränge *s' s'*; die absteigenden Stränge spalten sich unten, und ihre Schenkel treten in die Zwischenräume der tieferen Stränge ein. Außerdem sind dünnere Stränge *s'' s''* vorhanden, die durch horizontale Zweige verbunden sind, aus diesen steigen Stränge *n n* in die Nebenblätter auf. (Nach Hanstein).

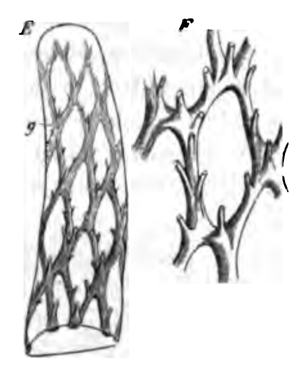


Fig. 133. Aspidium filix mas; *A* netzartig verbundene Gefäßbündel *g* im Stamm; *B* eine einzelne Masche davon mit den Ansätzen dünnerer Bündel, welche in die Blätter gehen.

Form dehnbarer, elastischer Fäden herausziehen (Blattstiele von Plantago maior, Primula sinensis) oder sie lassen sich durch Abschaben des saftigen Grundgewebes in größeren Stücken freilegen, wie bei zahlreichen Farnkräutern, z. B. im Stamm des Adlerfarn Pteris aquilina; bei unserem bekannten Wurmfarn (Aspidium filix mas) kann man nach Wegnahme aller Blattstiele durch vorsichtiges Drücken und Quetschen und Waschen sogar das ganze, ein hohlcylindrisches Netz darstellende Gefäßbündelsystem des Stammes gewinnen. Ganz besonders schöne und gerade für physiologische Zwecke sehr lehrreiche Objekte gewinnt man jedoch durch Darstellung von sogenannten Gefäßbündelskeleten, wenn man geeignete Organe, Stammtheile, Laubblätter, Früchte, einer langsamen Fäulniss unter Wasser aussetzt, wodurch alles übrige Gewebe zerstört wird. Auch durch

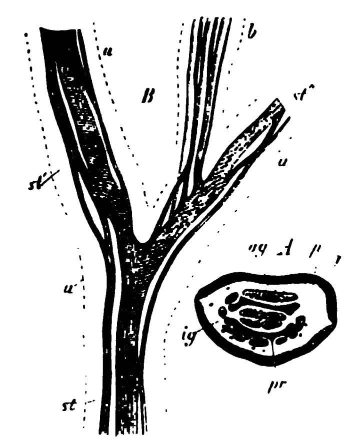


Fig. 134. Pteris aquilina: *A* Querschnitt des unterirdischen Stammes in natürlicher Größe, *r* braunes hartes Hautgewebe; *p* weiches, schleimiges, stärkereiches Parenchym; *pr* dunkelwandiges Sklerenchym, zwei breite den Stamm durchziehende Bänder bildend; *ag* Fibrovasalstränge, welche außerhalb dieser Sklerenchymbänder, *ig* solche, die innerhalb derselben verlaufen. — *B* der in *A* mit *ag* bezeichnete Fibrovasalstrang durch Abschaben des Parenchyms isolirt; er zeigt Theilungen und Anastomosen; die punktirten Linien *u* zeigen den Umfang des Stammes st, seiner Gabeläste *st'* und *st''* und eines Blattstiels *b*.

den Einfluss häufigen Gefrierens und Aufthauens und durch Auswaschung im Regen bilden sich schöne Gefäßbündelskelete oft genug im Freien von selbst. Allerdings können solche Skelete nur dann gewonnen werden, wenn die Gefäßbündel verholzt oder mit verholzten Scheiden umgeben sind; da sich solche jedoch in den verschiedensten Abtheilungen der Gefäßpflanzen vorfinden, gelingt es leicht, eine Sammlung von Gefäßbündelskeleten anzulegen, die sicherlich zu dem Lehrreichsten gehört, was in einer botanischen Sammlung aufbewahrt werden kann. Die sorgfältige und wiederholte Betrachtung gelungener Gefäßbündelskelete der verschiedensten Laubblätter von Sprossaxen, wie der von Oenanthe phellandrium oder Zea mais oder ausgewitterter alter Palmen- und Dracaenenstämme, ebenso der Früchte des Stechapfels Datura stramonium, alter Bananenfrüchte u. dgl., gehört zu den anziehendsten Beschäftigungen, vorausgesetzt, dass man über die physiologische Bedeutung dieser Gebilde und über ihre Entstehung schon einigermaßen orientirt ist. Erst dem mit einer ausreichenden Kenntniss dieser makroskopischen Verhältnisse Ausgerüsteten kann der mikroskopische Bau der Gefäßbündel vollkommen klar werden und um zu klaren Vorstellungen über die Leitung der Stoffe, welche den Gefäßbündeln obliegt, und ihre Mitwirkung bei der Festigkeit der Pflanzentheile zu gelangen, ist das Studium von Gefäßbündelskeleten geradezu unentbehrlich; ihre Bedeutung für den Unterricht wird auch in unserer Zeit noch viel zu wenig gewürdigt.



Fig. 135. Cyathea Imrayana (ein Farnkraut) Stück eines Stammes mit vier Blattstielbasen, nach Abschälung der Rinde; zeigt den Verlauf der Gefäßbündel; die schwarzen Körper sind Wurzeln. (DE BARY.)

Es ist nicht ganz leicht, in der hier gebotenen Kürze von der mikroskopischen Struktur der Gefäßbündel, die, wie kaum erwähnt zu werden braucht, bei den verschiedenen Pflanzenabtheilungen großen Variationen unterliegt, eine klare Einsicht zu geben. Auch soll hier nur das Allernöthigste darüber gesagt werden, da ich später, wo es sich um physiologische Funktionen handelt, doch wiederholt auf Specielleres genau eingehen muss. Zunächst beachte man, dass ein Strang keineswegs in seinem ganzen Verlauf denselben Bau beibehält; die unteren und oberen Endigungen sind

gewöhnlich dünner als die mittleren Theile im Verlaufe eines Stranges und daher einfacher gebaut; mit zunehmender Dicke, d. h. Fläche des Querschnittes, wächst nicht nur die Zahl, sondern auch die Mannigfaltigkeit der Zellformen. Dickere Stränge können auf dem Querschnitt Hunderte von Zellen zeigen, während die allerdünnsten im Adernetz der Blätter z. B. aus einigen wenigen Zellen bestehen.

Auch darauf sei noch hingewiesen, dass das mikroskopische Bild des Gefäßbündels auf dem Querschnitt gewöhnlich ein überaus charakteristisches und leicht der Phantasie sich einprägendes ist, wogegen in Folge der großen Länge, häufigen Zuspitzung und des oft schiefen Verlaufes der einzelnen Elemente das Bild des Gefäßbündellängsschnittes ein oft verwirrendes Chaos von Linien (Contouren der Zellwände) darbietet. Um eine klare Einsicht in

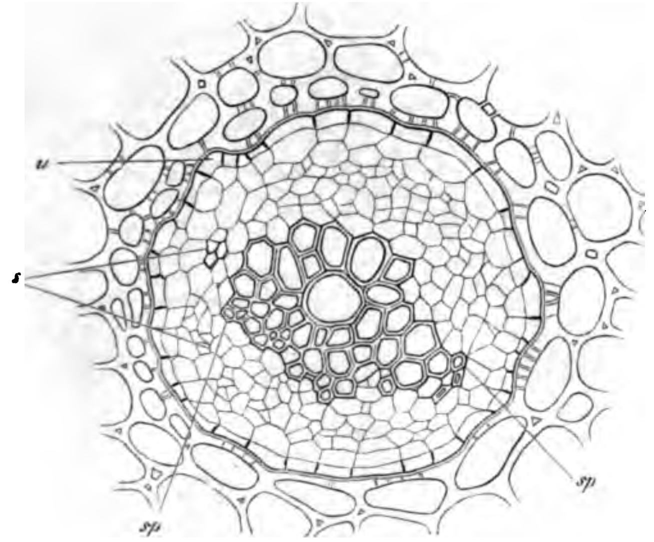


Fig. 136. Querschnitt durch ein schwaches Gefäßbündel im Rhizom von Polypodium vulgare (Farnkraut): s Siebregion, *sp* enge Spiraltracheiden, die großen Lumina gehören den weiten leiterförmig getüpfelten Tracheiden; *u* Endodermis (nach DE BARY).

den mikroskopischen Bau des Stranges zu gewinnen, ist es nöthig, Quer- und Längsschnitte desselben sorgfältig zu vergleichen, denn die meist sehr charakteristischen Formen der Zellwände sind gewöhnlich nur in der Seitenansicht, also im Längsschnitt, sichtbar, während die Anordnung und charakteristische Gruppirung der Elemente vorwiegend auf dem Querschnitt deutlich wird. Dazu kommt aber noch, dass gerade bei dem Studium der Gefäßbündel die im anatomischen Bau der Pflanzen herrschenden Symmetrieverhältnisse, die wir später einer allgemeinen Betrachtung unterziehen werden, besonders auffallend hervortreten, so dass ein Längsschnitt durch ein Bündel in radialer Richtung von außen nach innen geführt einen durchaus anderen Anblick gewährt, als wenn das Messer parallel zu der Oberfläche des Organes oder in irgend einer anderen Richtung den Strang getroffen hat.

Zur Orientirung in dem immerhin etwas complicirten Bau eines Gefäßbündels dient besonders die von de Bary[2]) zuerst gegebene Unterscheidung der Gesammtmasse seiner Zellen in zwei Abtheilungen, den **Siebtheil** (Xylem Nägeli) und den **Gefässtheil** (Phloëm Nägeli). Beide Gruppen bestehen gewöhnlich aus langgezogenen, oft sehr langen schlauchförmigen oder röhrenförmigen Zellen von meist engem oder sehr engem Querschnitt, so dass auf einem Querschnitt durch ein Organ die Gefäßbündel gewöhnlich sofort als Gruppen besonders englumiger Zellen in dem großzelligen Parenchym des Grundgewebes dem Beobachter entgegentreten. Doch können einzelne Formelemente, besonders gewisse Gefäßformen zuweilen auch einen sehr beträchtlichen Querschnitt gewinnen. Ebenso stimmen Siebtheil und Gefäßtheil auch darin überein, dass sie, seltene Ausnahmen und spätere Umbil-

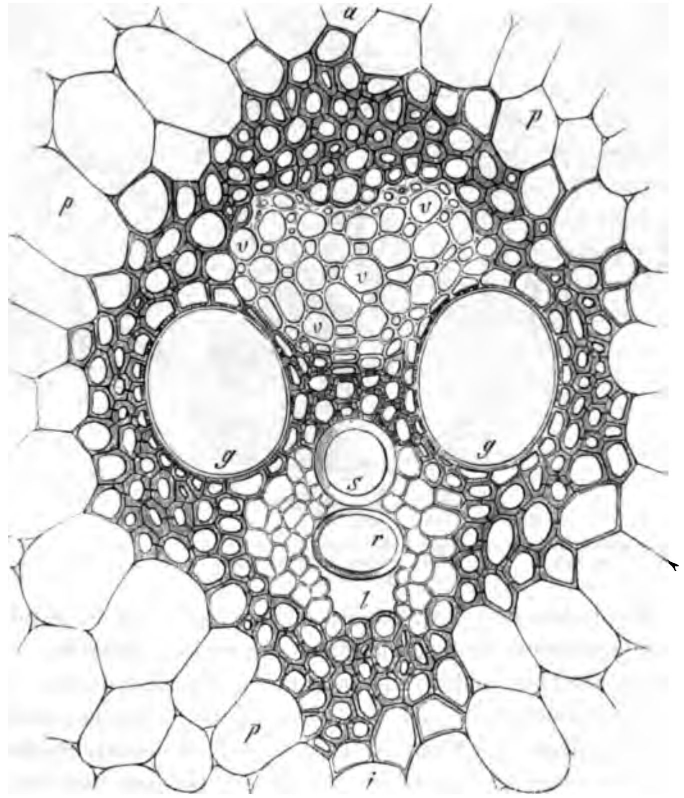


Fig. 137. Querschnitt eines geschlossenen Fibrovasalstranges im Stamm von Zea Mais (550). Der [illegible] vasalstrang besteht aus dem Gefäßtheil *g g*, *S*, *r*, *l* und dem Siebtheil *v v*. — Das dickwandige G[illegible] des Umfangs ist die zum Grundgewebe gehörige Strangscheide; *p p* das dünnwandige Parench[illegible] Grundgewebes; *a* Außenseite, *i* Innenseite (der Stammaxe zugekehrt); *g g* zwei große getüpfelte G[illegible] *S* schraubenförmig verdicktes Gefäß; *r* isolirter Ring eines Ringgefäßes, *l* durch Zerreißung beim [illegible] thum entstandene lufthaltige Lücke.

dungen abgerechnet, keinerlei Intercellularräume besitzen: die Zellen [illegible] Stranges schließen sämmtlich allseitig dicht zusammen, wodurch sie [illegible]

derum von dem mit Intercellularräumen durchsetzten Parenchym des Grundgewebes sich sofort auffallend unterscheiden.

Sowohl der Gefäß- wie der Siebtheil besteht aus verschiedenen Zellenformen und man kann zum Zweck einer raschen Orientirung sagen, dass in jeder dieser beiden Gruppen gefäßähnliche, faserförmige und parenchymatische Elemente vorkommen, nur sind die gleichnamigen, besonders aber die gefäßähnlichen Elemente der einen Gruppe von denen der anderen Gruppe verschieden. In den höher ausgebildeten Bündeln der Landpflanzen sind die Zellwände im Gefäßtheil entweder sämmtlich oder doch zum größten Theil verholzt, besonders die Gefäßwandungen und Holzfasern sind es. Wenn die Verholzung im Gefäßtheil eine minimale ist, was bei sehr saftigen

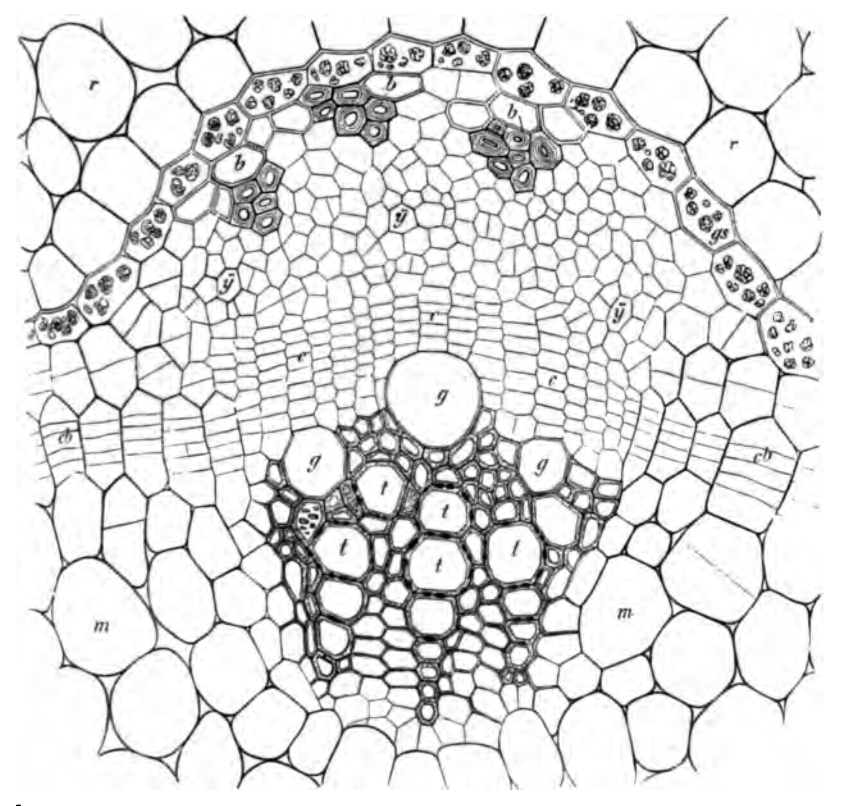


Fig. 138. Theil eines Querschnittes aus dem fertig gestreckten hypocotylen Stammglied von Ricinus communis. — *r* Parenchym der primären Rinde, *m* des Markes, beide zum Grundgewebe gehörend, zwischen *r* und *b* die einfache Gefäßbündelscheide (mit Stärkekörnern), die ebenfalls zum Grundgewebe gehört. — Der Strang besteht aus dem Siebtheil *b y*, dem Gefäßtheil *g*, *t* und dem Cambium *c c*, ist also ein offener Strang; das Cambium des Stranges *c c* setzt sich auch in das zwischen ihm und den benachbarten Strängen liegende Grundgewebe fort, als Interfascicularcambium *c b*, welches durch nachträgliche Theilungen großer Parenchymzellen entsteht. — *b b* Blattfasern, *y y* der Weichbast (z. Th. Parenchym, z. Th. Siebröhren); im Gefäßtheil sind *t t* enge getüpfelte, *g g* weite getüpfelte Gefäße, dazwischen Holzprosenchym.

Knollen, Rüben und bei Wasserpflanzen vorkommt, dann beschränkt sich die Verholzung nicht selten auf die Gefäßwandungen. Im Siebtheil tritt

entweder gar keine Verholzung der Zellwände ein oder sie erfolgt erst spät in den dickwandigen Fasern desselben, den eigentlichen Bastzellen, die aber häufig auch ganz unverholzt bleiben; die Geschmeidigkeit des echten Bastes z. B. der Lein- und Hanffasern beruht eben darauf, dass sie nicht oder nur äußerst wenig verholzt sind. Die anderen Elemente des Siebtheils zeichnen sich durch weiche, reine Zellstoffwände aus. So schwierig es auch ist, Sieb- und Gefäßtheil durch Worte streng von einander zu scheiden, so auffallend ist doch gewöhnlich die Verschiedenheit ihres Aussehens unter dem Mikroskop; besonders charakteristisch ist für den Gefäßtheil aber immer das Vorhandensein wenigstens einiger luftführenden Gefäße, während die gefäßähnlichen Elemente des Siebtheils, die Siebröhren, mit eiweißhaltigem Schleim oder klarem Saft angefüllt sind und niemals Luft führen.

Soweit es bis jetzt gelungen ist, Einblick in die physiologische Bedeutung der Gefäßbündel zu gewinnen, erscheint der Gefäßtheil als diejenige Gewebeform, welche vorwiegend die Fortleitung des von den Wurzeln aufgenommenen Wassers und der darin enthaltenen mineralischen Nahrungsstoffe nach den Assimilationsorganen hin besorgt, wobei jedoch die wahre Funktion der Gefäßhöhlungen, welche, wie wir später sehen werden, sehr verdünnte Luft führen und nur in besonderen Fällen mit Wasser gefüllt sind, noch immer zweifelhaft bleibt. Andererseits dürfen wir den Siebtheil der Hauptsache nach als diejenige Gewebeform betrachten, in welcher vorwiegend stickstoffhal eiweißartige Subst zen erzeugt und a weitere Strecken hin die Organe verbreite werden, womit nich ausgeschlossen ist, dass sie auch dem Transport anderer Assimilationsprodukte dienen. Auf diese Funktionen beschränke sich wahrscheinlich die Gefäßbündel von einfacherem Bau, besonders be

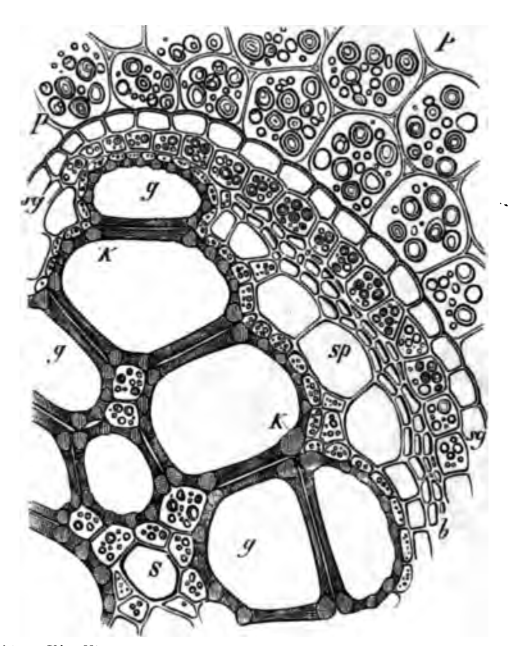


Fig. 139. Ein Viertel des Querschnitts eines der großen Gefäßbündel im Stamme von Pteris aquilina mit einem Theil des umgebenden Parenchyms *P*; letzteres ist mit Stärke erfüllt (im Winter). *S* Schraubengefäß im Brennpunkt des elliptischen Querschnitts des Stranges, umgeben von dünnwandigen stärkeführenden (Holz-) Zellen; *g g* die leiterförmig verdickten Gefäße; *sp* weite Siebröhren, zwischen ihnen und dem Gefäßtheil liegt eine Schicht im Winter stärkeführender Zellen: *b* Bastzellen mit dicker, weicher Wand; *sg* die Strangscheide; zwischen *b* und *sg* eine Schicht stärkeführender Zellen.

Wasserpflanzen, während in solchen Fällen, wo mit zunehmender Größe der assimilirenden Belaubung eine raschere Zufuhr von Wasser und eine raschere Abfuhr von Assimilationsprodukten nöthig wird, auch größere Complicationen im Bau eintreten können. Besonders herrscht bei Landpflanzen die Neigung, innerhalb des Gefäßbündels selbst elastische Fasern, nämlich Holzzellen im Gefäßtheil und echte Bastfasern im Phloëm, entstehen zu lassen oder das Gefäßbündel umgiebt sich auf einer Seite oder ringsum mit derartigen elastischen Fasern und trägt so mit zur Festigkeit der Organe, zumal der Sprossaxen und Blätter, bei, wodurch, wie ich später zu zeigen gedenke, auch die Wasserleitung begünstigt wird.

Die Art und Weise, wie Gefäß- und Siebtheil innerhalb eines Gefäßbündels neben einander gelagert sind, bietet je nach den Organen und den Klassentypen manche namhafte Verschiedenheiten, ohne dass es möglich wäre, von Einzelheiten abgesehen, dieselben mit bestimmten physiologischen Gesichtspunkten in Beziehung zu bringen. Es mag daher genügen, hier mit Hilfe der beistehenden Figuren einige der wichtigsten Unterschiede in dieser Beziehung nur anzudeuten. So finden wir, wie Fig. 139 zeigt, bei den Farnen den Gefäßtheil rings umgeben von einer mehr oder minder dicken Schicht von Siebgewebe. Bei den Monocotylen dagegen und besonders scharf ausgeprägt bei den Gräsern bildet das letztere einen Strang, der auf seiner inneren, d. h. der Wachsthumsaxe des Organs zugekehrten Seite von einem Gefäßtheil begleitet wird, welcher jenen auch seitwärts, rechts und links, mehr oder weniger umfasst (Fig. 137). Von der gewöhnlichen Struktur des Gefäßbündels der Dicotylen mag Fig. 138 eine ungefähre [illegible]stellung geben und [illegible]weise ich wegen der [illegible]elheiten auf die [illegible]nerklärungen mit Bemerken, dass [illegible]m monocotylen (Fig. 137) die Transport[illegible]ändigen, das

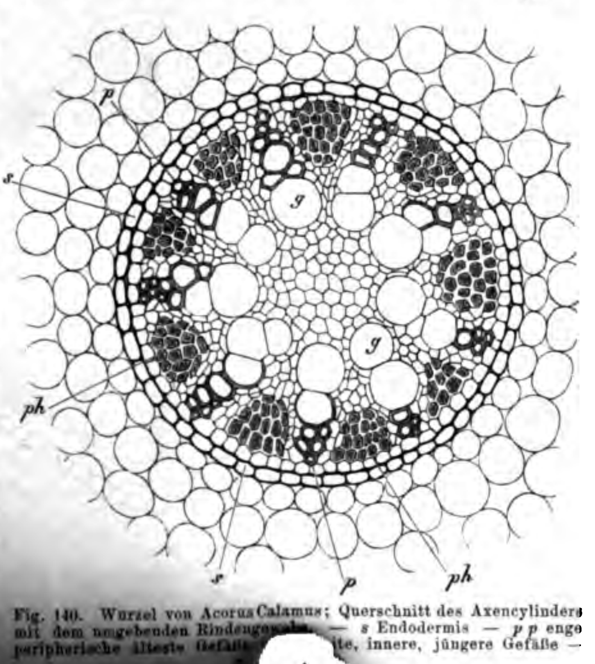


Fig. 140. Wurzel von Acorus Calamus; Querschnitt des Axencylinders mit dem umgebenden Rindengewebe. — s Endodermis — p p enge peripherische älteste Gefäße [illegible]ite, innere, jüngere Gefäße —

[illegible]e bildenden Zellen [illegible]en so häufig vor-

kommenden, dem Grundgewebe angehörenden Festigkeitseinrichtunge darstellen, auf die ich später zurückkommen werde. Es würde uns hi viel zu weit führen, auf die angedeuteten Verhältnisse näher einzugehe auch wäre dies überflüssig, da physiologische Beziehungen, wie schon a gedeutet, entweder nicht bekannt oder, wo es möglich ist, erst später gel gentlich hervorzuheben sind.

Sehr auffallend verschieden von den Gefäßbündeln der Sprossaxe und Blätter sind die Fibrovasalstränge aller echten Wurzeln, meist so cha rakteristisch, dass man an einem Querschnitt sofort erkennt, ob man es m einem Wurzelstrang oder nicht zu thun hat. Vor Allem fällt auf, dass hi Sieb- und Gefäßtheile gruppenweise am Umfang des axilen Cylinders gelagert sind, dass sie seitwärts mit einander abwechseln, wobei jedoc das Siebgewebe vorwiegend an der Oberfläche des Stranges gelagert is während die Gefäßtheile radial gelagerte, von der Peripherie nach inne strahlende Platten zwischen den Siebbündeln darstellen, wie die beigeg benen Figuren erkennen lassen. Eine der auffallendsten Eigenthümlich keiten der Wurzelstränge macht sich darin geltend, dass die engsten, dünn sten Gefäße am äußeren Umfang des Stranges liegen und auch die zuer gebildeten sind, worauf weiter nach dem Inneren des Stranges hin imm

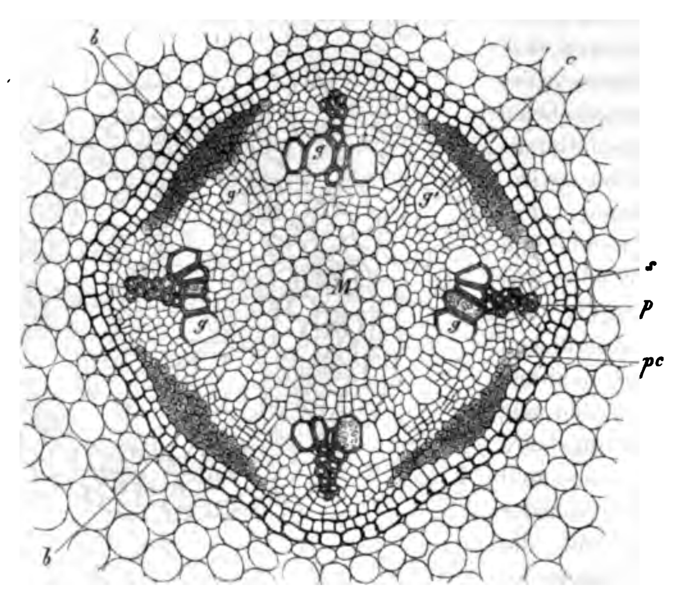


Fig. 141. Querschnitt der Hauptwurzel einer Keimpflanze von Phaseolus multiflorus, aus d rübenförmig dicken Theil derselben zu der Zeit, wo die ersten Blätter der Keimpflanze über hervortreten und die ersten Nebenwurzeln bereits entstanden sind; *b* Bast und Siebtheile dermis (Scheide des Stranges), *pc* Pericambiumschicht innerhalb der Endodermis; *p* primäre, Gefäße; *m* Mark; *c* Cambium.

weitlumigere Gefäße gebildet werden. Nur wenn der Wurzelstr beträchtlichere Dicke besitzt, wird der axile Raum desselben von Mark, d. h. parenchymatischem Gewebe eingenommen, bei seh

Wurzelsträngen fehlt dasselbe gänzlich und es kann sogar in der Axe des Stranges ein Gefäß oder eine Gruppe von solchen verlaufen. Übrigens finden sich zwischen den Gefäßplatten und den Siebsträngen geringe Quantitäten parenchymatischen Gewebes, gewissermaßen die Zwischenräume ausfüllend, wie ja auch in den Bündeln der Sprosse außer den gefäßartigen und faserförmigen Elementen parenchymatische vorhanden sind.

Ziehen wir nun endlich die bereits genannten Zellenformen des Gefäßbündels selbst in Betracht, so erscheinen als die hervorragendsten die gefäßartigen in beiden Hälften. Die im Gefäßtheil werden gewöhnlich als Gefäße kurzweg bezeichnet, während die ihnen entsprechenden des Siebtheils Siebröhren genannt werden.

Als Gefäße im weiteren Sinn, also beide genannte Formen umfassend, bezeichnet man Längsreihen von Zellen, deren Hohlräume unter sich dadurch in offene Communikation treten, dass die Querwände durch Resorption entweder vollständig aufgelöst oder porös durchlöchert werden.

Die Gefässe (Holzgefässe) treten bei einigermaßen dicken, kräftigen Bündeln in verschiedenen Formen auf, als ringförmig verdickte, als Spiralgefäße mit einem oder mehreren Spiralbändern, als netzförmig verdickte Gefäße und endlich als sogenannte punktirte oder mit Hoftüpfeln versehene

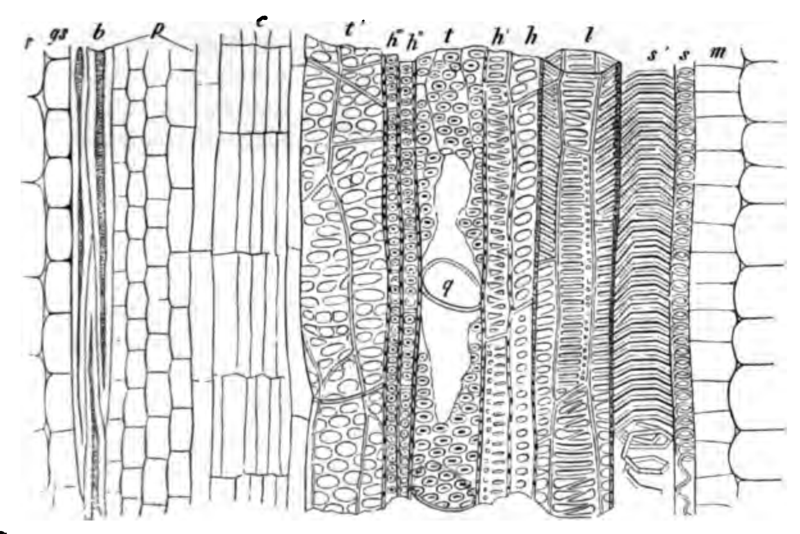


Fig. 142. Längsschnitt des Gefäßbündels von Ricinus, dessen Querschnitt in Fig. 138 zu sehen ist; *r* Rindenparenchym, *gs* Gefäßbündelscheide, *m* Markparenchym. — *b* Bastfasern, *p* Parenchym des Siebtheils, *c* Cambium; der Zellenzug zwischen *c* und *p* bildet sich später zu einer Siebröhre aus. — Im Gefäßtheil des Stranges bilden sich die Elemente von *s* anfangend nach und nach bis *t'* aus; *s* erstes, enges, sehr langes Schraubengefäß, *s'* weites Schraubengefäß, beide mit abrollbarem Schraubenband; *l* leiterförmig verdicktes Gefäß, zum Theil netzartig verdickt; *h* und *h'* Holzzellen; *t* getüpfeltes Gefäß, bei *q* die resorbirte Querwand; *h''* *h'''* Holzzellen; *t'* getüpfeltes Gefäß noch jung, die Tüpfel zeigen erst den äußeren Hof, später tritt die Bildung des inneren Porus auf; man bemerkt an der Gefäßwand bei *l*, *t*, *t'* die Grenzlinien der benachbarten, weggenommenen Zellen.

Gefäße. Bei der Entstehung eines Gefäßbündels aus dem embryonalen Gewebe jüngster Organe bilden sich diese Gefäßformen in der hier genannten

Reihenfolge nach und nach aus und im Allgemeinen nimmt ihre Weite in derselben Reihenfolge zu, während gleichzeitig die Länge der einzelnen Glieder oder Zellen, aus denen die Gefäße sich zusammensetzen, in derselben Reihenfolge abnimmt, so dass die zuerst gebildeten engen Ringe und Spiralgefäße, welche das ganze Längenwachsthum des Organs mitzumachen haben, im ausgebildeten Zustand sehr lange Röhren darstellen, wogegen an den zuletzt ausgebildeten Tüpfelgefäßen die einzelnen Glieder, zumal dann, wenn sie erst nach dem vollendeten Längenwachsthum des Organs zur Ausbildung gelangen, kurz, tonnenförmig erscheinen; doch können auch sie zuweilen, z. B. in Wurzeln sehr lange Röhren darstellen.

Wie man sich die Wandskulptur der Gefäßformen vorzustellen hat, wurde schon in einer früheren Vorlesung (VI) auseinandergesetzt. Hier ist dem Gesagten noch beizufügen, dass die Gefäße mit gehöften Tüpfeln ihr auffallendes Aussehen in der Flächenansicht dem Umstande verdanken, dass hier die Tüpfel nicht nur sehr dicht gedrängt, also im Grunde nur durch Verdickungsleisten geschieden, auftreten und dass wir es mit sogenannten Hoftüpfeln zu thun haben: die Verdickungsleisten nämlich wölben sich, indem sie von der primären dünnen Zellwand aus in das Innere der Zelle hervorwachsen, über die Maschenräume seitwärts und allseitig hinüber, so dass jedes Tüpfel mit dem Innenraum der Zelle nur vermittels einer sehr engen Pore oder Spalte zusammenhängt, oder wir können auch sagen, ein gehöftes Tüpfel ist ein aus dem Innern der Zelle hinausführender, kurzer Kanal, der sich an der primären Zellwand plötzlich erweitert. Man erblickt daher in der Flächenansicht eines Hoftüpfels in der Mitte einen rundlichen Porus oder Spalt, welcher von einem rundlichen oder polygonalen Hof, dem äußeren Umrisse des Tüpfels entsprechend, umgeben ist. Bei den Farnen, wie unsere Fig. 144 zeigt, wo die Glieder der getüpfelten Gefäße mit sehr schiefen Wänden auf einander sitzen, sind die gehöften Tüpfel so stark in die Breite gezogen, dass die Verdickungsleisten zwischen ihnen oft wie Sprossen einer Leiter erscheinen, daher der alte Name: leiterförmige (Treppen-)Gefäße. An diese eigentlichen Gefäßformen anschließend finden sich nun im Xylem dickerer Stränge noch andere, mehr faserförmige Elemente mit oben und unten schief abgeschnittenen oder lang zugespitzten Enden, deren feinere Wandstruktur und Tüpfelbildung sich an die der

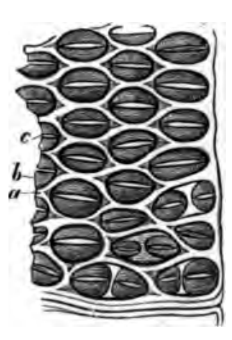


Fig. 143. Ein Theil der Längswand eines getüpfelten Gefäßes: *a* die primären Verdickungsleisten, welche sich bei *b* über die Areolen hinüberwölben und nur den Spalt *c* offen lassen.

echten Gefäße anschließt und die man daher als Tracheiden im Unterschied zu den echten Gefäßen, welche Tracheen genannt werden, bezeichnet hat.

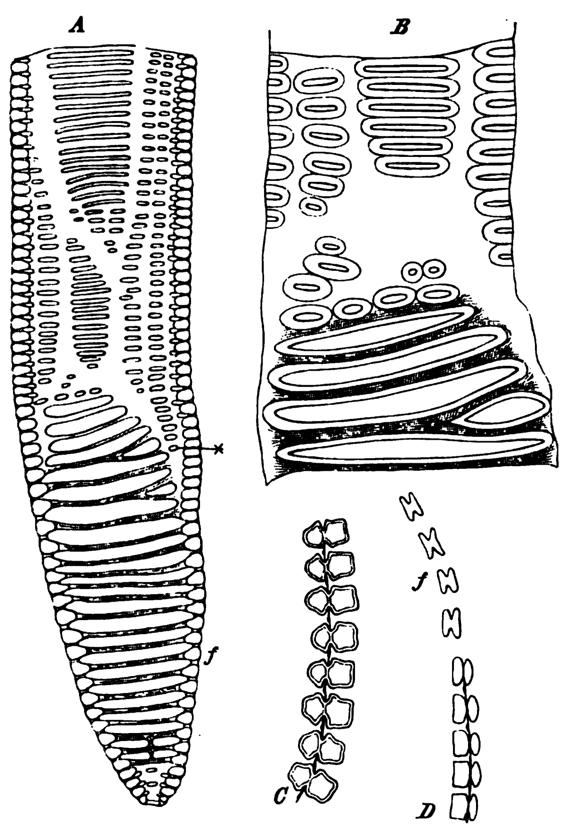
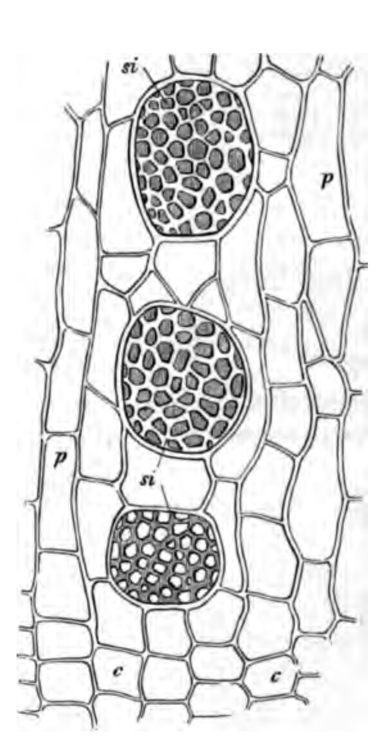


Fig. 141. *A* ein Drittel von einem Gefäßglied aus dem Rhizom von Pteris aquilina (Adlerfarn); die schräge, leiterförmige Endfläche *f* und ein Stück Seitenwand in der Flächenansicht; die nicht mit Tüpfeln besetzten Räume entsprechen den Kanten der benachbarten Gefäße. — *B* ist das bei *x* in *A* liegende Stück stärker (375 mal) vergrößert. — *C* und *D* sehr dünne Längsschnitte rechtwinklig zur Seitenwand zweier benachbarter Gefäße; man sieht die dünne primäre Haut, auf dieser die Querschnitte der Verdickungsleisten zwischen den Tüpfeln (nach DE BARY).

Alle diese trachealen Elemente verlieren, sobald ihre Wandstruktur ausgebildet ist, ihr Protoplasma sammt dem Zellkern vollständig, so dass später auch nicht die kleinsten Überreste davon zu erkennen sind. Aber auch der Zellsaft verschwindet vollständig und die Gefäßröhren enthalten nun Luft, ja es ist nicht unwahrscheinlich, dass sie zuweilen sogar luftleer sind.

Sehr gering ist die Ähnlichkeit der gefäßartigen Bestandtheile des Siebtheils, **der Siebröhren,** mit den trachealen Elementen des Gefäßtheils; während diese bei ihren verholzten Zellwänden und fehlendem Inhalt sich durch eine auffallend scharfe Zeichnung ihrer Wandskulptur bemerklich machen, sind dagegen die Siebröhren mit weichen, geschmeidigen, meist dünnen Wänden versehen und mit eiweißhaltigem Schleim wenigstens in den jüngeren

Organen erfüllt. Die Querwände, welche um so näher an einander liege[n] je älter der Pflanzentheil vor der Ausbildung der Siebröhren bereits ge



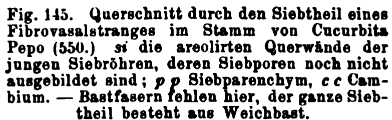


Fig. 145. Querschnitt durch den Siebtheil eines Fibrovasalstranges im Stamm von Cucurbita Pepo (550.) *si* die areolirten Querwände der jungen Siebröhren, deren Siebporen noch nicht ausgebildet sind; *p p* Siebparenchym, *c c* Cambium. — Bastfasern fehlen hier, der ganze Siebtheil besteht aus Weichbast.

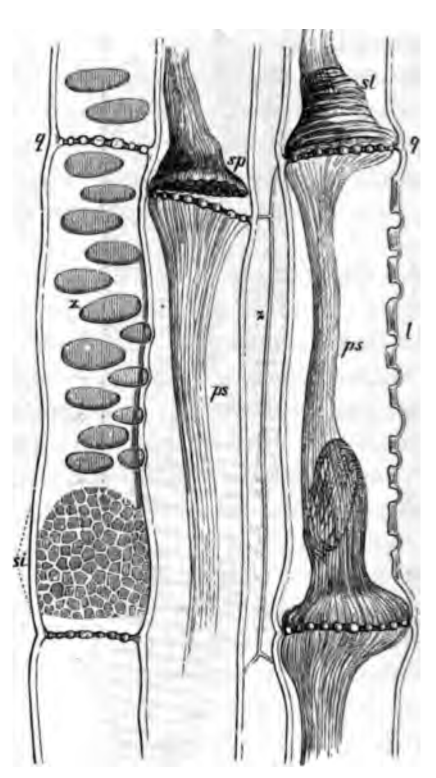


Fig. 146. Längsschnitt durch den Siebtheil eines G[e]fäßbündels von Cucurbita Pepo; man sieht drei Sie[b]röhren, deren Querwände *q*, *q* noch nicht durchlöch[ert] sind; der in ihnen enthaltene Schleim *sl* und *ps* contrahirt; bei *si* eine junge Siebplatte der Seit[en]wand, auch bei *x* und *l* bilden sich später Siebpor[en] — *z* enge, parenchymatische Zellen zwischen d[en] Siebröhren.

worden ist, sind ebenfalls von mehr weicher, zuweilen selbst gallertartig[er] Consistenz und sie werden niemals ganz oder nur zum größeren Theile au[f]gelöst, sondern durch Resorption einzelner Stellen verwandeln sie sich i[n] ein Netzwerk von Leisten, in dessen Maschen die Kanäle liegen, durc[h] welche die übereinander stehenden Glieder einer Siebröhre mit einand[er] communiciren und durch welche der schleimige Inhalt hindurchgepres[st] werden kann. Wo Siebröhren seitwärts unmittelbar an einander grenze[n] können auch an den Seitenwandungen derselben sogenannte Siebplatte[n] sich bilden, deren Struktur den siebartigen Querwänden ähnlich ist.

Neben den trachealen Gebilden des Gefäßtheils und noch mehr zw[i]schen den Siebröhren findet man mehr oder minder reichlich parenchyma[]tische, meist dünnwandige Gewebe: mehr oder minder langgestreck[t]

saftige Zellen, in denen Säfte verschiedener Art, häufig Stärkemehl, enthalten sind.

Was endlich die schon erwähnten elastischen Fasern der Gefäßbündel betrifft, so erscheinen dieselben im Siebtheil als echte Bastfasern, im Gefäßtheil als Holzfasern, die man von den faserförmigen Tracheiden noch specieller durch den Namen: Libriformfasern des Holzes unterschieden hat. Bei anderer Gelegenheit werden wir sehen, wie bei dem nachträglichen Dickenwachsthum der Sprossaxen, wo dasselbe überhaupt vorkommt, d. h. bei der eigentlichen Holzbildung, die Libriformfasern an der Bildung des letzteren sich betheiligen und, was die echten Bastfasern [3]) betrifft, mag hier nur das angedeutet sein, dass sie bei vielen Gefäßbündeln fehlen, in anderen Fällen mehr vereinzelt, in wieder anderen in Form von Schichten oder dicken Strängen auf der Außenseite des Siebtheils auftreten.

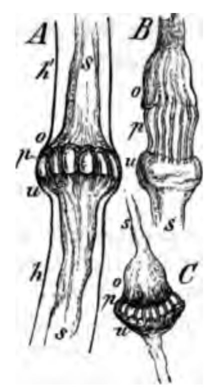


Fig. 147. Verbindungsstücke von Siebröhren, die Durchbohrung der Querwände nach Auflösung der Zellhaut durch Schwefelsäure zeigend. *A* und *B* aus dem Blattstiel von Cucurbita; *C* aus dem Stamme von Dahlia. Bei *A* ist die Zellhaut *h h'* noch nicht völlig aufgelöst. — *s* der schleimige Inhalt, *o* und *u* Anhäufung desselben auf der Ober- und Unterseite der Querwand; *p* die Schleimstränge, welche diese Anhäufungen verbinden und die Poren der Siebplatten ausfüllen.

Die eigentlich charakteristischen Merkmale des Gefäßbündels liegen meiner mit der de Barys übereinstimmenden Auffassung nach in dem Vorhandensein trachealer Elemente im Gefäßtheil und der Siebröhren oder der ihnen ähnlichen Gewebeelemente im Siebtheil. Durch die Zusammensetzung dieser beiden Gewebegruppen, auch wenn jede derselben nur durch einige wenige charakteristische Elemente im Querschnitt zur Geltung kommt, unterscheiden sich die Gefäßbündel jederzeit von den, auch sonst häufig genug vorkommenden, strangartigen Gewebebildungen, welche im Grundgewebe vieler Sprossaxen und Blattstiele in ähnlicher Weise wie die Gefäßbündel verlaufen, von diesen aber als bloße besondere Formen des Grundgewebes wesentlich verschieden sind. Wie Blätter und Wurzeln durch die ganze Reihe der Gefäßpflanzen auch bei den allerverschiedensten Strukturverhältnissen immer wieder in ihrer wahren Natur zu erkennen sind, so erscheinen auch die Gefäßbündel aller Gefäßpflanzen, selbst wenn sie, wie es bei manchen Wasserpflanzen und Schmarotzern geschieht, von dem typischen Bau weit abweichen, doch immer als Gebilde von derselben ursprünglichen Natur. Ich schalte diese Bemerkung desshalb hier ein, weil man in neuester Zeit versucht hat, diese charakteristischen und constanten Bestandtheile des anatomischen Baues mit beliebigen anderen strangartigen Gewebeanordnungen, welche nach rein biologischen Anforderungen bald auftreten, bald fehlen, zusammenzuwerfen, zum großen Schaden der Phyto-

tomie, die dadurch nur an Klarheit und wissenschaftlicher Tiefe Einbuße erleiden kann. Ebensogut, wie die Gefäßbündel mit beliebigen anderen strangförmigen Gewebekörpern auf eine Stufe zu stellen, könnte man auch jedes beliebige fadenförmige Organ eine Wurzel oder jedes flache Gebilde ein Blatt nennen [4]).

Anmerkungen zur VIII. Vorlesung.

1) Die ausführlichste Darstellung der Epidermis findet man in dem klassischen Werk: »Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne von de Bary, Leipzig 1877.

2) de Bary, l. c. pag. 330. — Ich ziehe de Bary's Eintheilung der Gefäßbündelgewebe in Gefäßtheil und Siebtheil der früheren Eintheilung in Holz und Bast (Xylem und Phloëm) gegenwärtig schon deshalb vor, weil durch Schwendener's Mißbrauch mit dem Worte Bast, wonach dasselbe alle möglichen nicht zum Gefäßbündel gehörigen Sklerenchymgewebe bezeichnet, eine dem Anfänger schädliche Verwirrung in der guten, alten Nomenklatur angerichtet worden ist.

3) Dass hier unter Bastfasern nicht die von Schwendener als Bast bezeichneten »Stereomelemente« verstanden sind, wird aus dem Text und aus Anm. 2 einleuchten.

4) Die in neuerer Zeit wiederholt gemachten Anläufe, die Gefäßbündel als eine untergeordnete Gewebebildung ungefähr auf gleiche Stufe mit bloßen Sklerenchymsträngen zu stellen, zeigt nur, wie wenig es den betreffenden jüngeren Botanikern gelungen ist, sich auf dem durch Mohl, Nägeli, de Bary mit so großem Erfolg cultivirten Gebiete der Pflanzenanatomie zurechtzufinden.

IX. Vorlesung.

Fortsetzung über die Gewebesysteme.

Grundgewebe; rudimentäre Gewebedifferenzirungen.

Die Gesammtheit aller Gewebemassen, welche von dem Hautgewebe umschlossen und von den Gefäßbündeln durchzogen sind, fasse ich unter dem Ausdruck **Grundgewebe** zusammen[1]). Bei jüngeren, noch saftigen, nur von der Epidermis bedeckten Organen, deren Gefäßbündel noch nicht durch nachträgliches Dickenwachsthum deformirt worden sind, bei Organen überhaupt, in welchen die Bildung echten Holzes und secundärer Rinde noch nicht eingetreten ist, besteht die Hauptmasse der gesammten Substanz aus Grundgewebe. Zu klarster Anschauung gelangt dasselbe vielleicht bei Betrachtung eines Apfels, dessen ganze genießbare Substanz daraus besteht und ebenso ist z. B. die saftige Gewebemasse eines Aloëblattes, abgesehen von den sehr dünnen Gefäßbündeln und der Epidermis, ganz aus Grundgewebe gebildet.

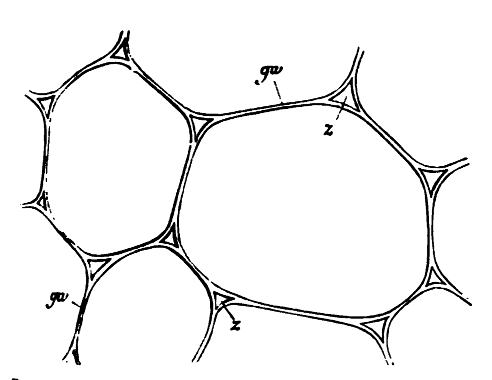


Fig. 148. Querschnitt durch das saftige Parenchym des Stammes von Zea Mais; *gw* gemeinsame Scheidewand je zweier Zellen; *z* durch Spaltung derselben entstandener Intercellularraum (550).

Die verbreitetste und, wie man wohl annehmen darf, ursprüngliche und zugleich typische Form des Grundgewebes ist das gewöhnliche **dünnwandige Parenchym,** in welchem wir zugleich die typische Form alles echten Zellgewebes erblicken dürfen. Die Parenchymzellen sind im Allgemeinen die größten im Pflanzenkörper, entweder rundlich polyedrisch oder verlängert prismatisch, seltener oben und unten zugeschärft. Ganz gewöhnlich, wenn auch nicht ganz allgemein, verlaufen zwischen ihnen kleinere, häufig auch sehr voluminöse Intercellular-

räume; der Inhalt besteht aus lebendigem Protoplasma mit Kern, wenn ersteres auch gewöhnlich nur in geringem Quantum eine dünne Auskleidung der Zellwand darstellt; der übrige Raum ist mit wässerigem Saft erfüllt und außerdem können die Parenchymzellen die allermannigfaltigsten Assimilations- und Stoffwechselprodukte enthalten: sie sind es vorwiegend,

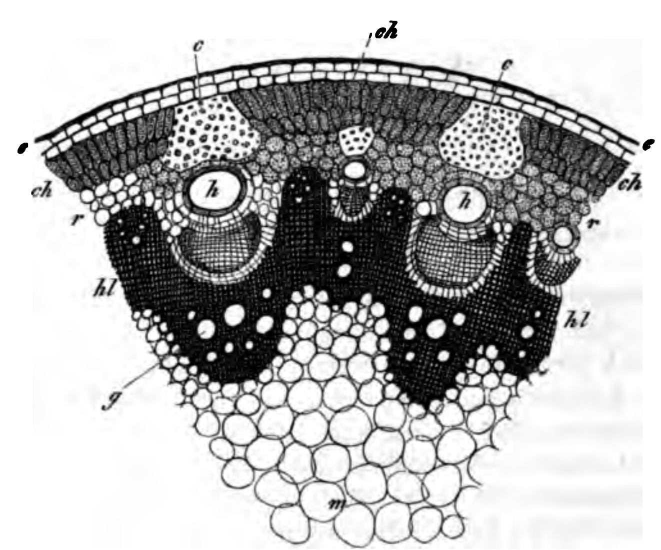


Fig. 149. Ein Theil des Querschnitts des Blüthenstengels von Foeniculum officinale, schwach vergrößert. — *e* Epidermis, *h l* Holz, *h* Harzgänge; alles Übrige ist Grundgewebe und zwar: *m* Markparenchym, *r* Rindenparenchym, *ch* Chlorophyllhaltiges Parenchym, *c* Collenchym.

in denen dieselben zeitweilig und selbst bis zur nächsten Vegetationsperiode und länger aufgestapelt werden, um später für die Zwecke des Wachsthums sich zu lösen und verbraucht zu werden. In dieser Form finden wir das parenchymatische Grundgewebe als saftige Hülle, welche den axilen Strang junger Wurzeln umgiebt, als Mark und primäre Rinde, gewissermaßen als Ausfüllungsmasse zwischen den Gefäßbündeln, in dem ganzen von der Epidermis umschlossenen Raum bei den Sprossaxen und Blattstielen, in den Blättern selbst, ebenso in den Fruchtwandungen, und selbst das Endosperm der Samen, die Keimblätter der Embryonen können hierher gerechnet werden.

Doch ist dieses parenchymatische Zellgewebe keineswegs die einzige Gewebeform im System des Grundgewebes, vielmehr erleidet schon das Parenchym, ohne seine wesentlichsten Eigenschaften zu verlieren, mehr oder minder große Variationen und außerdem treten sehr häufig Zellen und Gewebeformen der mannigfaltigsten Art in demselben auf.

Eine Differenzirung innerhalb des parenchymatischen Grundgewebes tritt zunächst insofern ganz allgemein hervor, als gegen die Epidermis hin ebenso wie da, wo es an Gefäßbündel angrenzt, die Intercellularräume ver-

schwinden, das Volumen der Zellen, zumal ihr Querdurchmesser, sich vermindert und gewöhnlich auch Veränderungen in der Dicke, Substanz und Tüpfelung der Wände eintreten, Veränderungen, welche nicht selten soweit fortschreiten, dass die betreffenden Gewebeschichten ihren parenchymatischen Charakter ganz einbüßen und dann mit verschiedenen Namen belegt werden.

So ist es eine ganz gewöhnliche Erscheinung, dass unter der Epidermis der Sprossaxen, Blattstiele und dickeren Blattnerven der dicotylen Pflanzen die Zellen des Grundgewebes als sogenanntes Collenchym sich ausbilden (Fig. 150), dessen Längswände in den Winkeln der Zellen wulstartig vorspringende Verdickungen einlagern, welche in Wasser, noch mehr in verdünnter Kalilösung stark aufquellen und dem Querschnitt des Gewebes einen ungemein charakteristischen Ausdruck verleihen. Bei den Blättern der Coniferen, Cycadeen und in manchen anderen Fällen wird das Collenchym durch sehr dickwandige, prismatische und selbst faserförmige, zum Theil verholzte Zellen ersetzt, welche, wie in Fig. 149 und 151, in Stränge oder Schichten zusammengelagert dicht unter der Epidermis hinlaufen. Diese

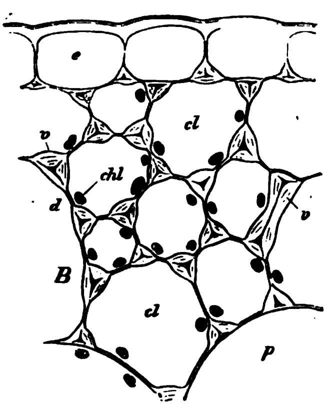


Fig. 150. Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äußeren Wand gleichmäßig verdickt, wo sie an das Collenchym anstoßen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; diese Verdickungsmassen sind sehr quellbar. *chl* Chlorophyllkörner, *p* Parenchymzelle (550).

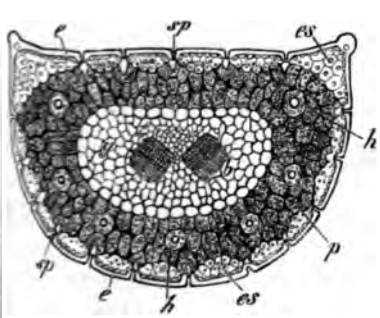


Fig. 151. Querschnitt der Nadel von Pinus Pinaster (etwa 30 mal vergrößert). *e* Epidermis, *es* hypodermale Faserstränge; *sp* Spaltöffnungen; *h* Harzgänge; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym, *ib* farbloses inneres Gewebe, zwei Gefäßbündel enthaltend.

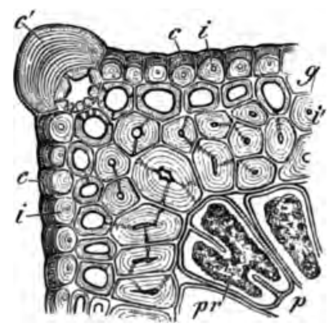


Fig. 152. Die linke Kante der vorigen Figur vergrößert (500). *c* cuticularisirte Hautschichten der Epidermiszellen, *i* innere nicht cuticularisirte Schichten derselben; *c'* sehr stark verdickte Außenwand der an der Kante liegenden Epidermiszelle; bei *g i'* die hypodermalen Zellen; *g* die Mittellamelle, *i'* die geschichtete Verdickungsmasse; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym; *pr* contrahirter Inhalt desselben.

und ähnliche sogenannte Hypodermbildungen dienen der Biegungsfestigkeit der betreffenden Organe, indem sie dieselbe durch ihre eigene

räume; der Inhalt besteht aus lebendigem Protoplasma mit Kern, wenn ersteres auch gewöhnlich nur in geringem Quantum eine dünne Auskleidung der Zellwand darstellt; der übrige Raum ist mit wässerigem Saft erfüllt und außerdem können die Parenchymzellen die allermannigfaltigsten Assimilations- und Stoffwechselprodukte enthalten: sie sind es vorwiegend,

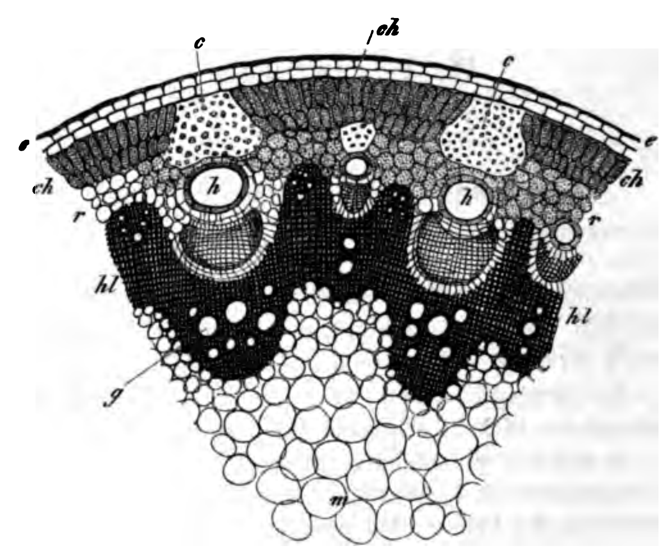


Fig. 149. Ein Theil des Querschnitts des Blüthenstengels von Foeniculum officinale, schwach vergrößert. — *e* Epidermis, *hl* Holz, *h* Harzgänge; alles Übrige ist Grundgewebe und zwar: *m* Markparenchym, *r* Rindenparenchym, *ch* Chlorophyllhaltiges Parenchym, *c* Collenchym.

in denen dieselben zeitweilig und selbst bis zur nächsten Vegetationsperiode und länger aufgestapelt werden, um später für die Zwecke des Wachsthums sich zu lösen und verbraucht zu werden. In dieser Form finden wir das parenchymatische Grundgewebe als saftige Hülle, welche den axilen Strang junger Wurzeln umgiebt, als Mark und primäre Rinde, gewissermaßen als Ausfüllungsmasse zwischen den Gefäßbündeln, in dem ganzen von der Epidermis umschlossenen Raum bei den Sprossaxen und Blattstielen, in den Blättern selbst, ebenso in den Fruchtwandungen, und selbst das Endosperm der Samen, die Keimblätter der Embryonen können hierher gerechnet werden.

Doch ist dieses parenchymatische Zellgewebe keineswegs die einzige Gewebeform im System des Grundgewebes, vielmehr erleidet schon das Parenchym, ohne seine wesentlichsten Eigenschaften zu verlieren, mehr oder minder große Variationen und außerdem treten sehr häufig Zellen und Gewebeformen der mannigfaltigsten Art in demselben auf.

Eine Differenzirung innerhalb des parenchymatischen Grundgewebes tritt zunächst insofern ganz allgemein hervor, als gegen die Epidermis hin ebenso wie da, wo es an Gefäßbündel angrenzt, die Intercellularräume ver-

schwinden, das Volumen der Zellen, zumal ihr Querdurchmesser, sich vermindert und gewöhnlich auch Veränderungen in der Dicke, Substanz und Tüpfelung der Wände eintreten, Veränderungen, welche nicht selten soweit fortschreiten, dass die betreffenden Gewebeschichten ihren parenchymatischen Charakter ganz einbüßen und dann mit verschiedenen Namen belegt werden.

So ist es eine ganz gewöhnliche Erscheinung, dass unter der Epidermis der Sprossaxen, Blattstiele und dickeren Blattnerven der dicotylen Pflanzen die Zellen des Grundgewebes als sogenanntes Collenchym sich ausbilden (Fig. 150), dessen Längswände in den Winkeln der Zellen wulstartig vorspringende Verdickungen einlagern, welche in Wasser, noch mehr in verdünnter Kalilösung stark aufquellen und dem Querschnitt des Gewebes einen ungemein charakteristischen Ausdruck verleihen. Bei den Blättern der Coniferen, Cycadeen und in manchen anderen Fällen wird das Collenchym durch sehr dickwandige, prismatische und selbst faserförmige, zum Theil verholzte Zellen ersetzt, welche, wie in Fig. 149 und 151, in Stränge oder Schichten zusammengelagert dicht unter der Epidermis hinlaufen. Diese

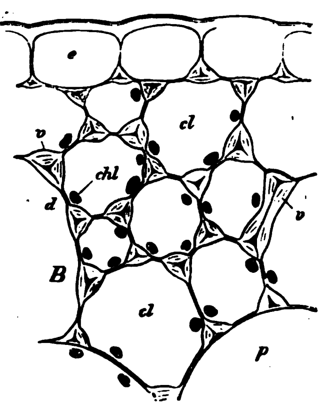


Fig. 150. Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äußeren Wand gleichmäßig verdickt, wo sie an das Collenchym anstoßen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; diese Verdickungsmassen sind sehr quellbar. *chl* Chlorophyllkörner, *p* Parenchymzelle (550).

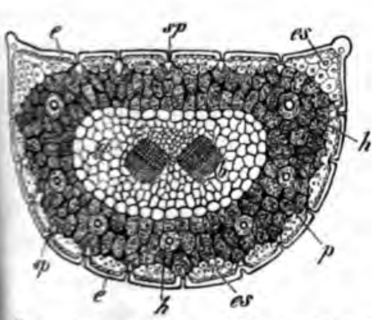


Fig. 151. Querschnitt der Nadel von Pinus Pinaster (etwa 30mal vergrößert). *e* Epidermis, *h* hypodermale Faserstränge; *sp* Spaltöffnungen; *h* Harzgänge; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym, *gb* farbloses inneres Gewebe, zwei Gefäßbündel enthaltend.

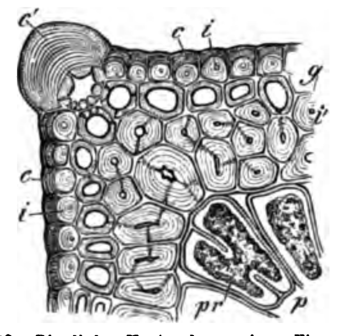


Fig. 152. Die linke Kante der vorigen Figur vergrößert (500). *c* cuticularisirte Hautschichten der Epidermiszellen, *i* innere nicht cuticularisirte Schichten derselben; *c'* sehr stark verdickte Außenwand der an der Kante liegenden Epidermiszelle; bei *g i'* die hypodermalen Zellen; *g* die Mittellamelle, *i'* die geschichtete Verdickungsmasse; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym; *pr* contrahirter Inhalt desselben.

und ähnliche sogenannte Hypodermbildungen dienen der Biegungsfestigkeit der betreffenden Organe, indem sie dieselbe durch ihre eigene

räume; der Inhalt besteht aus lebendigem Protoplasma mit Kern, wenn ersteres auch gewöhnlich nur in geringem Quantum eine dünne Auskleidung der Zellwand darstellt; der übrige Raum ist mit wässerigem Saft erfüllt und außerdem können die Parenchymzellen die allermannigfaltigsten Assimilations- und Stoffwechselprodukte enthalten: sie sind es vorwiegend,

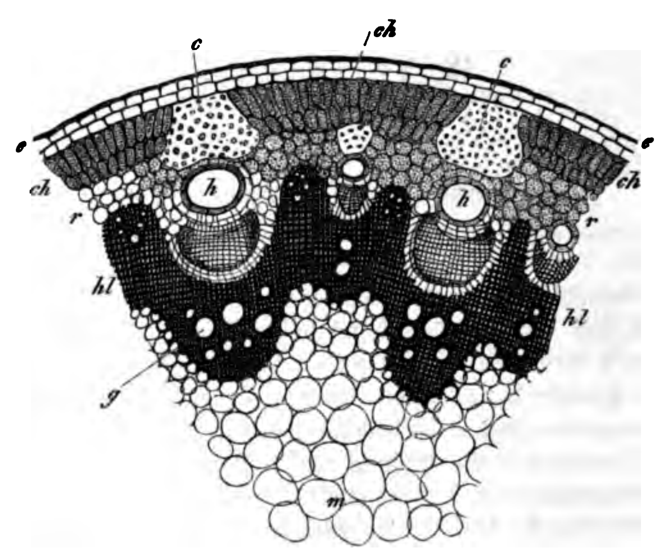


Fig. 149. Ein Theil des Querschnitts des Blüthenstengels von Foeniculum officinale, schwach vergrößert. — *e* Epidermis, *hl* Holz, *h* Harzgänge; alles Übrige ist Grundgewebe und zwar: *m* Markparenchym, *r* Rindenparenchym, *ch* Chlorophyllhaltiges Parenchym, *c* Collenchym.

in denen dieselben zeitweilig und selbst bis zur nächsten Vegetationsperiode und länger aufgestapelt werden, um später für die Zwecke des Wachsthums sich zu lösen und verbraucht zu werden. In dieser Form finden wir das parenchymatische Grundgewebe als saftige Hülle, welche den axilen Strang junger Wurzeln umgiebt, als Mark und primäre Rinde, gewissermaßen als Ausfüllungsmasse zwischen den Gefäßbündeln, in dem ganzen von der Epidermis umschlossenen Raum bei den Sprossaxen und Blattstielen, in den Blättern selbst, ebenso in den Fruchtwandungen, und selbst das Endosperm der Samen, die Keimblätter der Embryonen können hierher gerechnet werden.

Doch ist dieses parenchymatische Zellgewebe keineswegs die einzige [illegible]form im System des Grundgewebes, vielmehr erleidet schon das [illegible]hym, ohne seine wesentlichsten Eigenschaften zu verlieren, mehr [illegible] minder große Variationen und außerdem treten sehr häufig Zellen und [illegible]webe[illegible] der mannigfaltigsten Art in demselben auf.

[illegible]enzirung innerhalb des parenchymatischen Grundgewebes [illegible]ofern ganz allgemein hervor, als gegen die Epidermis hin [illegible] wo es an Gefäßbündel angrenzt, die Intercellularräume ver-

schwinden, das Volumen der Zellen, zumal ihr Querdurchmesser, sich vermindert und gewöhnlich auch Veränderungen in der Dicke, Substanz und Tüpfelung der Wände eintreten, Veränderungen, welche nicht selten soweit fortschreiten, dass die betreffenden Gewebeschichten ihren parenchymatischen Charakter ganz einbüßen und dann mit verschiedenen Namen belegt werden.

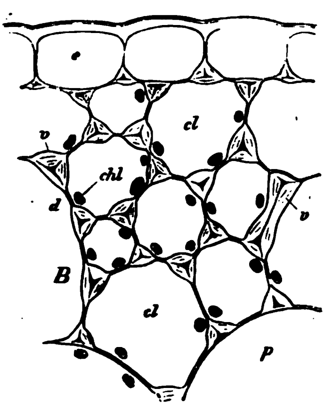


Fig. 150. Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äußeren Wand gleichmäßig verdickt, wo sie an das Collenchym anstoßen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; diese Verdickungsmassen sind sehr quellbar. *chl* Chlorophyllkörner, *p* Parenchymzelle (550).

So ist es eine ganz gewöhnliche Erscheinung, dass unter der Epidermis der Sprossaxen, Blattstiele und dickeren Blattnerven der dicotylen Pflanzen die Zellen des Grundgewebes als sogenanntes Collenchym sich ausbilden (Fig. 150), dessen Längswände in den Winkeln der Zellen wulstartig vorspringende Verdickungen einlagern, welche in Wasser, noch mehr in verdünnter Kalilösung stark aufquellen und dem Querschnitt des Gewebes einen ungemein charakteristischen Ausdruck verleihen. Bei den Blättern der Coniferen, Cycadeen und in manchen anderen Fällen wird das Collenchym durch sehr dickwandige, prismatische und selbst faserförmige, zum Theil verholzte Zellen ersetzt, welche, wie in Fig. 149 und 151, in Stränge oder Schichten zusammengelagert dicht unter der Epidermis hinlaufen. Diese

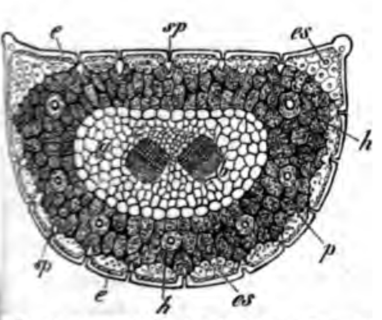


Fig. 151. Querschnitt der Nadel von Pinus Pinaster (etwa 30 mal vergrößert). *e* Epidermis, *h* hypodermale Faserstränge; *sp* Spaltöffnungen; *h* Harzgänge; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym, *g* farbloses inneres Gewebe, zwei Gefäßbündel enthaltend.

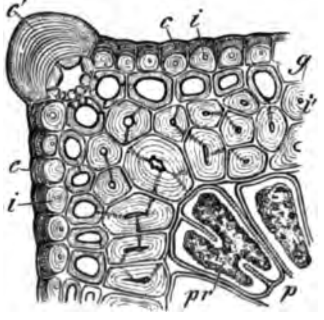


Fig. 152. Die linke Kante der vorigen Figur vergrößert (500). *c* cuticularisirte Hautschichten der Epidermiszellen, *i* innere nicht cuticularisirte Schichten derselben; *c'* sehr stark verdickte Außenwand der an der Kante liegenden Epidermiszelle; [illegible] hypodermalen Zellen; *g* die Mittellam[illegible] schichtete Verdickungsmasse; *p* chlo[illegible] Parenchym; *pr* contrahirter Inhalt[illegible]

und ähnliche sogenannte Hypodermbildungen dienen der Festigkeit der betreffenden Organe, indem sie dieselbe durch ih[illegible]

räume; der Inhalt besteht aus lebendigem Protoplasma mit Kern, wenn ersteres auch gewöhnlich nur in geringem Quantum eine dünne Auskleidung der Zellwand darstellt; der übrige Raum ist mit wässerigem Saft erfüllt und außerdem können die Parenchymzellen die allermannigfaltigsten Assimilations- und Stoffwechselprodukte enthalten: sie sind es vorwiegend,

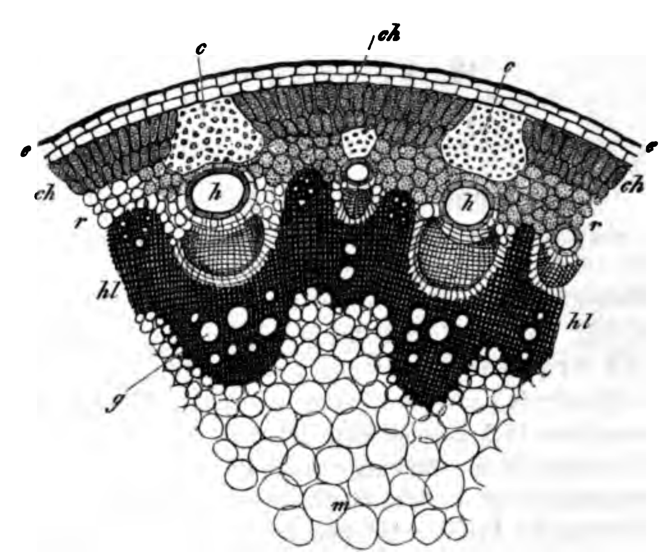


Fig. 149. Ein Theil des Querschnitts des Blüthenstengels von Foeniculum officinale, schwach vergrößert. — *e* Epidermis, *h l* Holz, *h* Harzgänge; alles Übrige ist Grundgewebe und zwar: *m* Markparenchym, *r* Rindenparenchym, *ch* Chlorophyllhaltiges Parenchym, *c* Collenchym.

in denen dieselben zeitweilig und selbst bis zur nächsten Vegetationsperiode und länger aufgestapelt werden, um später für die Zwecke des Wachsthums sich zu lösen und verbraucht zu werden. In dieser Form finden wir das parenchymatische Grundgewebe als saftige Hülle, welche den axilen Strang junger Wurzeln umgiebt, als Mark und primäre Rinde, gewissermaßen als Ausfüllungsmasse zwischen den Gefäßbündeln, in dem ganzen von der Epidermis umschlossenen Raum bei den Sprossaxen und Blattstielen, in den Blättern selbst, ebenso in den Fruchtwandungen, und selbst das Endosperm der Samen, die Keimblätter der Embryonen können hierher gerechnet werden.

Doch ist dieses parenchymatische Zellgewebe keineswegs die einzige Gewebeform im System des Grundgewebes, vielmehr erleidet schon das Parenchym, ohne seine wesentlichsten Eigenschaften zu verlieren, mehr oder minder große Variationen und außerdem treten sehr häufig Zellen und Gewebeformen der mannigfaltigsten Art in demselben auf.

Eine Differenzirung innerhalb des parenchymatischen Grundgewebes tritt zunächst insofern ganz allgemein hervor, als gegen die Epidermis hin ebenso wie da, wo es an Gefäßbündel angrenzt, die Intercellularräume ver-

schwinden, das Volumen der Zellen, zumal ihr Querdurchmesser, sich vermindert und gewöhnlich auch Veränderungen in der Dicke, Substanz und Tüpfelung der Wände eintreten, Veränderungen, welche nicht selten soweit fortschreiten, dass die betreffenden Gewebeschichten ihren parenchymatischen Charakter ganz einbüßen und dann mit verschiedenen Namen belegt werden.

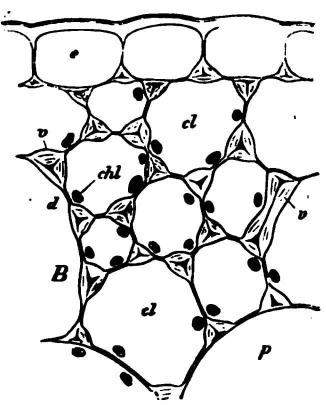


Fig. 150. Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äußeren Wand gleichmäßig verdickt, wo sie an das Collenchym anstoßen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; diese Verdickungsmassen sind sehr quellbar. *chl* Chlorophyllkörner, *p* Parenchymzelle (550).

So ist es eine ganz gewöhnliche Erscheinung, dass unter der Epidermis der Sprossaxen, Blattstiele und dickeren Blattnerven der dicotylen Pflanzen die Zellen des Grundgewebes als sogenanntes Collenchym sich ausbilden (Fig. 150), dessen Längswände in den Winkeln der Zellen wulstartig vorspringende Verdickungen einlagern, welche in Wasser, noch mehr in verdünnter Kalilösung stark aufquellen und dem Querschnitt des Gewebes einen ungemein charakteristischen Ausdruck verleihen. Bei den Blättern der Coniferen, Cycadeen und in manchen anderen Fällen wird das Collenchym durch sehr dickwandige, prismatische und selbst faserförmige, zum Theil verholzte Zellen ersetzt, welche, wie in Fig. 149 und 151, in Stränge oder Schichten zusammengelagert dicht unter der Epidermis hinlaufen. Diese

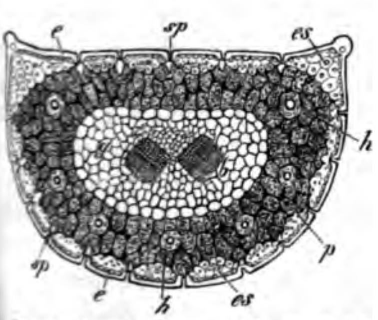


Fig. 151. Querschnitt der Nadel von Pinus Pinaster (etwa 30 mal vergrößert). *e* Epidermis, *h* hypodermale Faserstränge; *sp* Spaltöffnungen; *h* Harzgänge; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym, *gb* farbloses inneres Gewebe, zwei Gefäßbündel enthaltend.

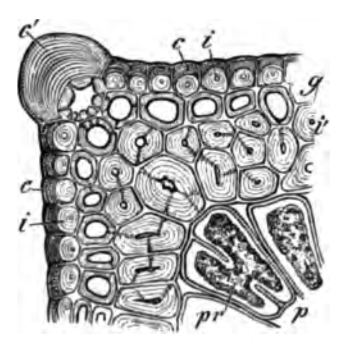


Fig. 152. Die linke Kante der vorigen Figur vergrößert (500). *c* cuticularisirte Hautschichten der Epidermiszellen, *i* innere nicht cuticularisirte Schichten derselben; *c'* sehr stark verdickte Außenwand der an der Kante liegenden Epidermiszelle; bei *g i'* die hypodermalen Zellen; *g* die Mittellamelle, *i'* die geschichtete Verdickungsmasse; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym; *pr* contrahirter Inhalt desselben.

und ähnliche sogenannte Hypodermbildungen dienen der Biegungsfestigkeit der betreffenden Organe, indem sie dieselbe durch ihre eigene

räume; der Inhalt besteht aus lebendigem Protoplasma mit Kern, wenn ersteres auch gewöhnlich nur in geringem Quantum eine dünne Auskleidung der Zellwand darstellt; der übrige Raum ist mit wässerigem Saft erfüllt und außerdem können die Parenchymzellen die allermannigfaltigsten Assimilations- und Stoffwechselprodukte enthalten: sie sind es vorwiegend,

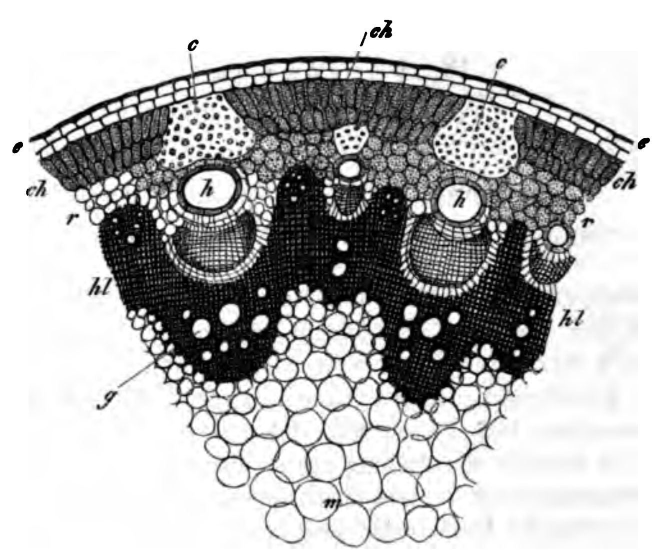


Fig. 149. Ein Theil des Querschnitts des Blüthenstengels von Foeniculum officinale, schwach vergrößert. — *e* Epidermis, *hl* Holz, *h* Harzgänge; alles Übrige ist Grundgewebe und zwar: *m* Markparenchym, *r* Rindenparenchym, *ch* Chlorophyllhaltiges Parenchym, *c* Collenchym.

in denen dieselben zeitweilig und selbst bis zur nächsten Vegetationsperiode und länger aufgestapelt werden, um später für die Zwecke des Wachsthums sich zu lösen und verbraucht zu werden. In dieser Form finden wir das parenchymatische Grundgewebe als saftige Hülle, welche den axilen Strang junger Wurzeln umgiebt, als Mark und primäre Rinde, gewissermaßen als Ausfüllungsmasse zwischen den Gefäßbündeln, in dem ganzen von der Epidermis umschlossenen Raum bei den Sprossaxen und Blattstielen, in den Blättern selbst, ebenso in den Fruchtwandungen, und selbst das Endosperm der Samen, die Keimblätter der Embryonen können hierher gerechnet werden.

Doch ist dieses parenchymatische Zellgewebe keineswegs die einzige Gewebeform im System des Grundgewebes, vielmehr erleidet schon das Parenchym, ohne seine wesentlichsten Eigenschaften zu verlieren, mehr oder minder große Variationen und außerdem treten sehr häufig Zellen und Gewebeformen der mannigfaltigsten Art in demselben auf.

Eine Differenzirung innerhalb des parenchymatischen Grundgewebes tritt zunächst insofern ganz allgemein hervor, als gegen die Epidermis hin ebenso wie da, wo es an Gefäßbündel angrenzt, die Intercellularräume ver-

schwinden, das Volumen der Zellen, zumal ihr Querdurchmesser, sich vermindert und gewöhnlich auch Veränderungen in der Dicke, Substanz und Tüpfelung der Wände eintreten, Veränderungen, welche nicht selten soweit fortschreiten, dass die betreffenden Gewebeschichten ihren parenchymatischen Charakter ganz einbüßen und dann mit verschiedenen Namen belegt werden.

So ist es eine ganz gewöhnliche Erscheinung, dass unter der Epidermis der Sprossaxen, Blattstiele und dickeren Blattnerven der dicotylen Pflanzen die Zellen des Grundgewebes als sogenanntes Collenchym sich ausbilden (Fig. 150), dessen Längswände in den Winkeln der Zellen wulstartig vorspringende Verdickungen einlagern, welche in Wasser, noch mehr in verdünnter Kalilösung stark aufquellen und dem Querschnitt des Gewebes einen ungemein charakteristischen Ausdruck verleihen. Bei den Blättern der Coniferen, Cycadeen und in manchen anderen Fällen wird das Collenchym durch sehr dickwandige, prismatische und selbst faserförmige, zum Theil verholzte Zellen ersetzt, welche, wie in Fig. 149 und 151, in Stränge oder Schichten zusammengelagert dicht unter der Epidermis hinlaufen. Diese

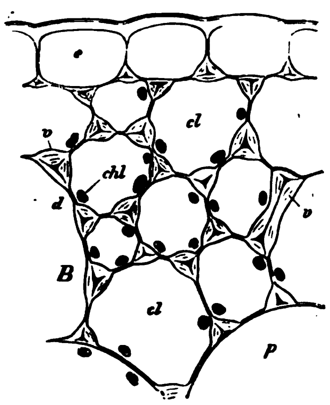


Fig. 150. Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äußeren Wand gleichmäßig verdickt, wo sie an das Collenchym anstoßen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; diese Verdickungsmassen sind sehr quellbar. *chl* Chlorophyllkörner, *p* Parenchymzelle (550).

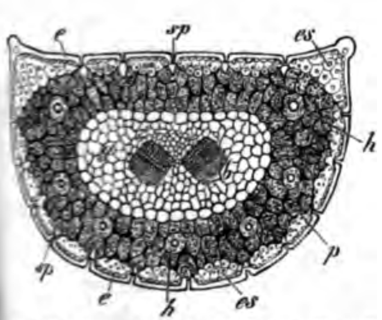


Fig. 151. Querschnitt der Nadel von Pinus Pinaster (etwa 30mal vergrößert). *e* Epidermis, *h* hypodermale Faserstränge; *sp* Spaltöffnungen; *h* Harzgänge; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym, *gb* farbloses inneres Gewebe, zwei Gefäßbündel enthaltend.

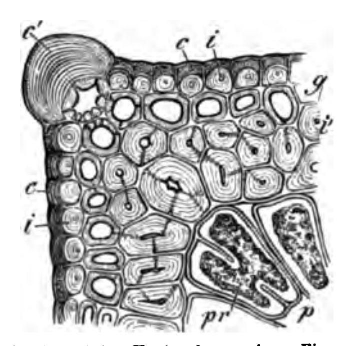


Fig. 152. Die linke Kante der vorigen Figur vergrößert (500). *c* cuticularisirte Hautschichten der Epidermiszellen, *i* innere nicht cuticularisirte Schichten derselben; *c'* sehr stark verdickte Außenwand der an der Kante liegenden Epidermiszelle; bei *g i'* die hypodermalen Zellen; *g* die Mittellamelle, *i'* die geschichtete Verdickungsmasse; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym; *pr* contrahirter Inhalt desselben.

und ähnliche sogenannte Hypodermbildungen dienen der Biegungsfestigkeit der betreffenden Organe, indem sie dieselbe durch ihre eigene

räume; der Inhalt besteht aus lebendigem Protoplasma mit Kern, wenn ersteres auch gewöhnlich nur in geringem Quantum eine dünne Auskleidung der Zellwand darstellt; der übrige Raum ist mit wässerigem Saft erfüllt und außerdem können die Parenchymzellen die allermannigfaltigsten Assimilations- und Stoffwechselprodukte enthalten: sie sind es vorwiegend,

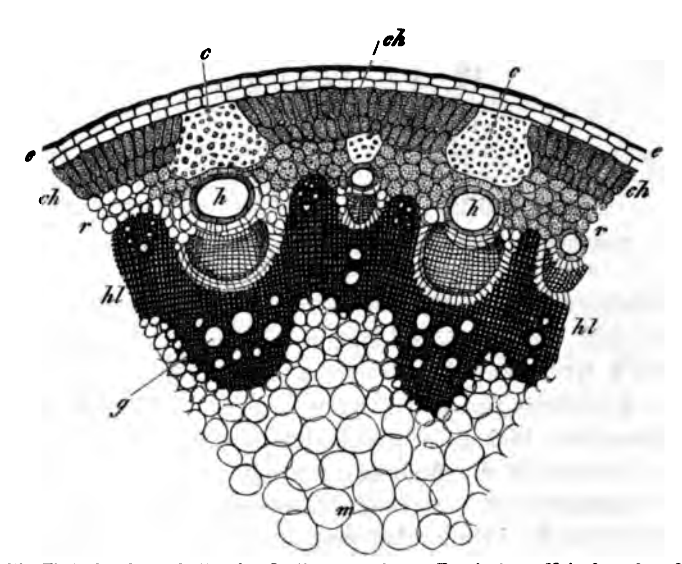


Fig. 149. Ein Theil des Querschnitts des Blüthenstengels von Foeniculum officinale, schwach vergrößert. — *e* Epidermis, *h l* Holz, *h* Harzgänge; alles Übrige ist Grundgewebe und zwar: *m* Markparenchym, *r* Rindenparenchym, *ch* Chlorophyllhaltiges Parenchym, *c* Collenchym.

in denen dieselben zeitweilig und selbst bis zur nächsten Vegetationsperiode und länger aufgestapelt werden, um später für die Zwecke des Wachsthums sich zu lösen und verbraucht zu werden. In dieser Form finden wir das parenchymatische Grundgewebe als saftige Hülle, welche den axilen Strang junger Wurzeln umgiebt, als Mark und primäre Rinde, gewissermaßen als Ausfüllungsmasse zwischen den Gefäßbündeln, in dem ganzen von der Epidermis umschlossenen Raum bei den Sprossaxen und Blattstielen, in den Blättern selbst, ebenso in den Fruchtwandungen, und selbst das Endosperm der Samen, die Keimblätter der Embryonen können hierher gerechnet werden.

Doch ist dieses parenchymatische Zellgewebe keineswegs die einzige Gewebeform im System des Grundgewebes, vielmehr erleidet schon das Parenchym, ohne seine wesentlichsten Eigenschaften zu verlieren, mehr oder minder große Variationen und außerdem treten sehr häufig Zellen und Gewebeformen der mannigfaltigsten Art in demselben auf.

Eine Differenzirung innerhalb des parenchymatischen Grundgewebes tritt zunächst insofern ganz allgemein hervor, als gegen die Epidermis hin ebenso wie da, wo es an Gefäßbündel angrenzt, die Intercellularräume ver-

schwinden, das Volumen der Zellen, zumal ihr Querdurchmesser, sich vermindert und gewöhnlich auch Veränderungen in der Dicke, Substanz und Tüpfelung der Wände eintreten, Veränderungen, welche nicht selten soweit fortschreiten, dass die betreffenden Gewebeschichten ihren parenchymatischen Charakter ganz einbüßen und dann mit verschiedenen Namen belegt werden.

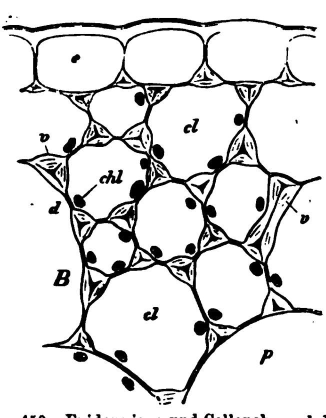


Fig. 150. Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äußeren Wand gleichmäßig verdickt, wo sie an das Collenchym anstoßen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; diese Verdickungsmassen sind sehr quellbar. *chl* Chlorophyllkörner, *p* Parenchymzelle (550).

So ist es eine ganz gewöhnliche Erscheinung, dass unter der Epidermis der Sprossaxen, Blattstiele und dickeren Blattnerven der dicotylen Pflanzen die Zellen des Grundgewebes als sogenanntes Collenchym sich ausbilden (Fig. 150), dessen Längswände in den Winkeln der Zellen wulstartig vorspringende Verdickungen einlagern, welche in Wasser, noch mehr in verdünnter Kalilösung stark aufquellen und dem Querschnitt des Gewebes einen ungemein charakteristischen Ausdruck verleihen. Bei den Blättern der Coniferen, Cycadeen und in manchen anderen Fällen wird das Collenchym durch sehr dickwandige, prismatische und selbst faserförmige, zum Theil verholzte Zellen ersetzt, welche, wie in Fig. 149 und 151, in Stränge oder Schichten zusammengelagert dicht unter der Epidermis hinlaufen. Diese

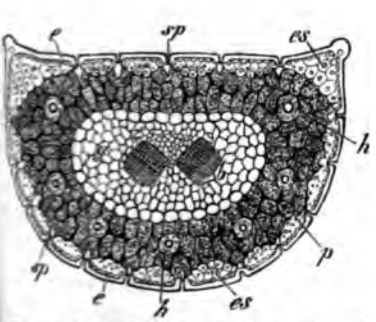


Fig. 151. Querschnitt der Nadel von Pinus Pinaster (etwa 30mal vergrößert). *e* Epidermis, *h* hypodermale Faserstränge; *sp* Spaltöffnungen; *h* Harzgänge; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym, *g* farbloses inneres Gewebe, zwei Gefäßbündel enthaltend.

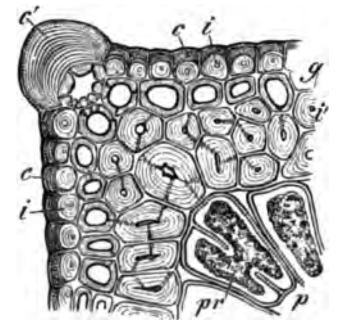


Fig. 152. Die linke Kante der vorigen Figur vergrößert (500). *c* cuticularisirte Hautschichten der Epidermiszellen, *i* innere nicht cuticularisirte Schichten derselben; *c'* sehr stark verdickte Außenwand der an der Kante liegenden Epidermiszelle; bei *g i'* die hypodermalen Zellen; *g* die Mittellamelle, *i'* die geschichtete Verdickungsmasse; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym; *pr* contrahirter Inhalt desselben.

und ähnliche sogenannte Hypodermbildungen dienen der Biegungsfestigkeit der betreffenden Organe, indem sie dieselbe durch ihre eigene

baut sich also nicht, wie bei der Mehrzahl der Algen und allen Moosen und Gefäßpflanzen, durch eine mit dem Wachsthum fortschreitende, ursprünglich im einzelligen Embryo beginnende Zweitheilung und entsprechende Kammerbildung auf, sondern der innere Bau der Pilze macht den Eindruck, als ob sehr zahlreiche Hyphen, deren jede einzelne im Grunde ein selbstständiges Dasein führt, sich zu einer Kolonie vereinigt hätten, deren einzelne Individuen, eben die Hyphen, aber einem gemeinschaftlichen Gestaltungsplane sich unterordnen. Statt weitläufiger Erklärungen dürfte die Betrachtung der halbschematischen Fig. 162 eine Vorstellung von dem angedeuteten Verhalten geben. Trotz dieses von dem gewöhnlichen histologischen Typus ganz abweichenden Baues kommt es doch auch hier wieder zu einer scharf ausgeprägten Gewebedifferenzirung, die sich in Fig. 162 zunächst darin ausspricht, dass die an der Oberfläche des Gewebekörpers hinlaufenden, dicht zusammengedrängten und, wie es scheint, verholzten oder doch sonstwie veränderten Hyphen ein Hautgewebe darstellen, dem es auch an haarartigen Auswüchsen nicht fehlt. Außerdem erkennt man, wie in der inneren Gewebemasse die Hyphen gewisse Räume umgrenzen, von denen zumal die dunkleren, rundlichen Partien hohle Kammern umschließen, in denen die Fortpflanzungszellen (Sporen) erzeugt werden. Die ganze Schärfe der Gewebedifferenzirung in diesem Fall tritt aber erst, wie bei den Früchten der Phanerogamen, mit der Fruchtreife ein: dann vertrocknet das vorher schleimige, innere Hyphengewebe vollständig und die aus dichtem Geflecht bestehenden, die Sporen enthaltenden Portionen erscheinen alsdann wie eigene Organe, welche frei in der Höhlung des ganzen Pilzes liegen bleiben, die nunmehr von der festen Hautschicht umschlossen etwa die Form eines gewöhnlichen Topfes darstellt.

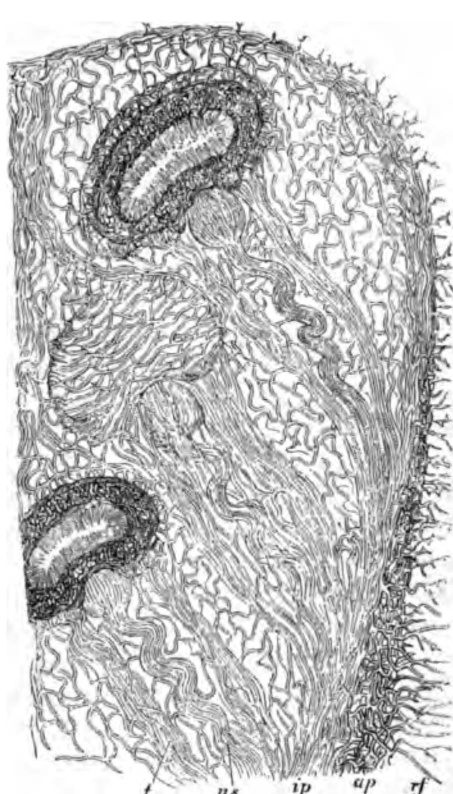


Fig. 162. Der halbe Längsschnitt durch den Fruchtkörper von Crucibulum vulgare (Gasteromycet); *ap* die sog. äußere, *ip* die innere Peridie, welche zusammen die Hautschicht darstellen, *rf* Haare. — Das Bild ist insofern schematisirt, als die Pilzfäden im Verhältniss viel zu dick dargestellt sind.

Ein zweites Beispiel von Hyphengewebe mag die in Fig. 163 dargestellte Strauchflechte liefern. Die Flechten sind, wie wir jetzt wissen, echte Pilze, welche die sonderbare Gewohnheit haben, ihre chlorophyllhaltigen Nährpflanzen, nämlich kleine Algen, die in unserer Abbildung als dunkle Körner erscheinen, in ihrem Gewebe einzuschließen, ohne dieselben an ihrem Fortleben zu hindern. Diese dem eigentlichen Flechtenkörper zwar dienstbaren, aber sonst doch fremden Elemente verhalten sich nun innerhalb des Hyphengewebes ganz so, als ob sie nur eine besondere Gewebeschicht entsprechend dem Assimilationsparenchym einer Pflanze darstellten, und zwar in dem Grade, dass man bis vor 16 Jahren, wo de Bary zuerst die wahre Natur der Flechten erkannte, diese eingeschlossenen Algen als eine besondere Gewebeform des Flechtenkörpers selbst betrachtete. Abgesehen jedoch von diesem merkwürdigen Verhalten zeigt unsere Fig. 163 mit aller erwünschten Deutlichkeit die Differenzirung des Hyphengewebes in drei Systeme, deren äußerstes wir ohne Weiteres als Hautgewebe bezeichnen dürfen, im Innern verläuft ein Strang, der von dem Hautgewebe getrennt ist: also wieder die drei Formen, die wir als die rudimentärsten Andeutungen der drei typischen Gewebesysteme höherer Pflanzen zu betrachten haben.

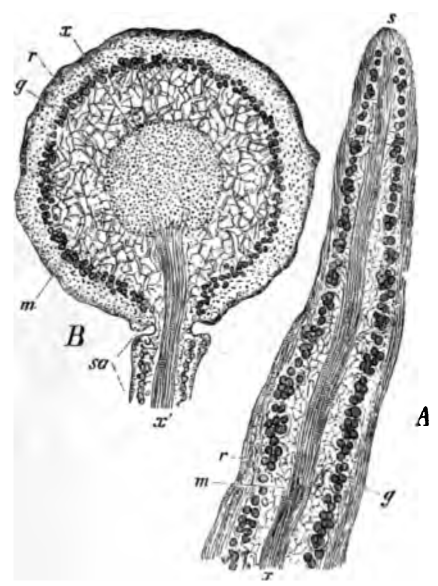


Fig. 163. Usnea barbata, eine Strauchflechte. *A* optischer Längsschnitt eines in Kalilösung erweichten dünnen Zweiges, *B* Querschnitt eines dickeren Zweiges. — *g* die Algen (sogen. Gonidien), *r* die Hautschicht, *m* Grundgewebe, *x* der axile Strang.

Zu einer ähnlichen inneren Differenzirung aber kommt es sogar in dem Fall, wo eine Pflanze aus der Abtheilung der Coeloblasten überhaupt nur aus einem einzigen Schlauche besteht, dessen Wachsthum und Verzweigung nicht einmal von Zelltheilungen begleitet wird. Unter den Coeloblasten sind in dieser Beziehung die das Meer bewohnenden Algengattungen Codium und Halymeda besonders zu nennen. Es sind Pflanzen von beträchtlicher Größe, mannigfaltiger äußerer Gliederung und scheinbar aus Gewebemassen zusammengesetzt: ein Quer- oder Längsschnitt macht bei schwacher Vergrößerung den Eindruck, als ob man es mit einem gewöhnlichen Pflanzengewebe, zumal von der Form wie bei manchen anderen Algen, zu thun hätte, bis eine genauere Besichtigung erkennen lässt, dass das scheinbare Zellgewebe aus den Verzweigungen eines in sich continuirlichen Schlauches

besteht, dessen tausendfältig wiederholte Auswüchse durch Einsch
mehr oder weniger gegliedert sind. Auch hier wird die Vergleic
betreffenden Fig. 16
den wahren Sachv
kennen lassen. Ma
zu beachten, dass F
auf der Papierebene
senkrecht stehende
schnitt darstellt und
durch einen kleinen
Länge eines der
artigen Glieder des
Man erkennt nun so
die Schläuche am
des Sprosses eine d
wissermaßen eine I
darstellende Schicht
dass in der Axe die S
longitudinal verlau
lang gegliedert sin
rend ein lockeres v
stitien durchsetztes S
system zwischen d
gewebe und den
Strang, der aber
des Sprosses entsprechend breit und flach zu denken ist, dars

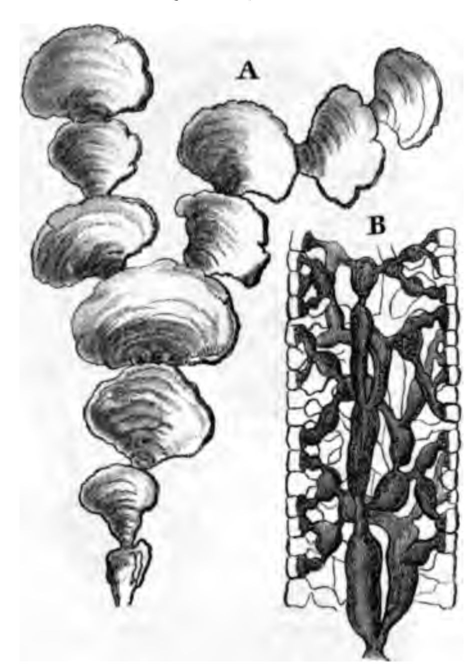


Fig. 164. Halymeda opuntia; *A* ein Spross in natürl. Größe; *B* schwachvergrößerter Längsschnitt eines Gliedes, rechtwinklig zur Papierebene. Die Glieder von *A* sind flach.

Anmerkung zur IX. Vorlesung.

1) Das Grundgewebe als ein der Epidermis und den Gefäßbündeln coord
webesystem habe ich in der I. Auflage meines Lehrbuches 1868 zuerst charal

X. Vorlesung.

Das nachträgliche Dickenwachsthum der Sprossaxen und Wurzeln.

Nachdem wir von den typischen drei Gewebesystemen ausgehend die anatomische Differenzirung bis zu ihren rudimentärsten Anfängen bei den Moosen, Algen und Pilzen verfolgt haben, soll nun in entgegengesetzter Richtung auch die höchste Steigerung, welche die Gewebebildung im Pflanzenreich überhaupt erfahren kann, ins Auge gefasst werden. Wir finden dieselbe vorwiegend bei den eigentlichen Holzpflanzen, den Bäumen und Sträuchern aus den natürlichen Klassen der Gymnospermen (speciell der Coniferen) und der Dicotylen; aber auch bei vielen, für gewöhnlich nicht den Holzpflanzen zugerechneten Arten dieser beiden Abtheilungen finden genau dieselben Vorgänge der Gewebebildung statt, wie bei den ausdauernden Holzpflanzen. Vieles über die Holzbildung und die dieselbe begleitenden Vorgänge zu Sagende tritt sogar nicht selten bei ein- und zweijährigen Pflanzen besonders deutlich hervor. Sogleich im Voraus ist aber zu erwähnen, dass die hier zu behandelnden Wachsthumserscheinungen bei Wasserpflanzen überhaupt nicht vorkommen, weil diejenigen biologischen Verhältnisse, welche mit dem nachträglichen Dickenwachsthum zusammenhängen, überhaupt nur bei transpirirenden Landpflanzen einen Sinn und Zweck haben. Die Erscheinungen, um welche es sich hier handelt, können wir unter dem Begriff des nachträglichen Dickenwachsthums der Sprossaxen und Wurzeln zusammenfassen [1]).

Wie das gesammte Längenwachsthum und die Entstehung neuer Organe aus den Vegetationspunkten der Wurzeln und Sprosse sich herleitet, so entspringt das gesammte Dickenwachsthum aus der Thätigkeit einer dünnen Gewebeschicht von ähnlichem Charakter, aus dem Cambium nämlich. Wo dasselbe lange Zeit hindurch, zuweilen selbst Jahrhunderte lang, thätig bleibt, da bilden sich die ursprünglich dünnen Wurzelfäden und Sprossaxen nach und nach zu jenen mächtigen dicken Körpern heran, wie wir sie in älteren Baumstämmen und ihren Ästen, an rübenförmigen Wurzeln und

Knollen vorfinden. Obgleich diese Organe ursprünglich, d. h. unmittelbar nach Beendigung ihres Längenwachsthums, die bisher beschriebene Zusammensetzung aus Epidermis, Grundgewebe und Gefäßbündeln besaßen, ist doch später, wenn das vom Cambium vermittelte Dickenwachsthum lange genug angedauert hat, von jener ursprünglichen Zusammensetzung nur wenig übrig, der ganze dicke Stamm, Ast oder Wurzel besteht, unbedeutende Reste des ursprünglichen Marks und der Gefäßbündel abgerechnet, ganz und gar aus den Produkten des Cambiums. Mit dem zunehmenden Alter solcher Pflanzen vergrößert sich die assimilirende Laubfläche; dementsprechend wird auch nach und nach ein immer mächtiger sich ausbreitendes Wurzelsystem nöthig, dessen Theile, sowie die Sprossaxen, nach und nach in den Prozess des Dickenwachsthums hineingezogen werden. Die verdickten Wurzeln Stämme und Äste bieten nicht nur die nöthige Festigkeit des Baues, sondern sie sind auch wesentlich darauf eingerichtet, den gesteigerten Bedürfnissen der großen Laubfläche entgegen zu kommen. Zunächst handelt es sich auch hier wieder darum, der letzteren aus der Erde die großen Quantitäten von Wasser und die darin gelösten Salze zuzuführen, was durch den immerfort an Dicke zunehmenden Holzkörper, als das wasserleitende Organ, erreicht wird. Außerdem wird in der großen Laubkrone ein sehr beträchtliches Quantum von Assimilationsprodukten gewonnen, welche wenigstens zum Theil den unterirdischen Wurzeln und tieferen Stammtheilen zugeführt werden müssen und dementsprechend entwickelt sich aus dem Cambium eine nach und nach an Dicke zunehmende, sogenannte secundäre Rinde, in welcher Siebröhren und Parenchym die vorwiegend leitenden Organe darstellen, während zugleich parenchymatische Gewebemassen sowohl in der Rinde wie im Holz zur Aufstapelung von Reservestoffen benutzt werden. Bedenkt man aber die Länge des Weges, den der aufsteigende, ebenso wie der absteigende Nahrungssaft in den Wurzeln, Stämmen und Ästen zurücklegen muss, so leuchtet ein, dass die gewöhnlich dünne Epidermis einen genügenden Schutz gegen unzweckmäßige Verdunstung während dieser Bewegung nicht gewähren könnte; sie wird daher bei den Holzpflanzen in manchen Fällen weiter ausgebildet, gewöhnlich aber durch eine kräftigere Hautschicht ersetzt: zunächst an den noch jüngeren Theilen durch reines Korkgewebe, welches im gesteigerten Grade die Eigenschaften der Epidermis besitzt, an den älteren durch Borkebildung, die ihrerseits nicht bloß gegen unzweckmäßige Austrocknung der Saftwege in Rinde und Holz, sondern auch gegen mechanische Beschädigungen, welche im Laufe langer Zeiten nicht ausbleiben würden, Schutz darbietet. Diese Bemerkungen mögen in schematischer Einfachheit den Sinn aller derjenigen Einrichtungen, welche aus der Thätigkeit des Cambiums entspringen, andeuten. Bei eigentlichen Wasserpflanzen mit beschränkter oder gar nicht vorhandener Transpiration an den Laubblättern fällt natürlich die Nöthigung einer kräftigen Wasserzufuhr zu denselben

von der Wurzel gänzlich weg, dementsprechend findet auch keine nachträgliche eigentliche Holzbildung statt und wenn somit die Umfangszunahme von Stamm und Wurzel unnöthig wird, so fällt auch die Nöthigung zu all' denjenigen Einrichtungen hinweg, welche wir in der secundären Rinde und in der Kork- und Borkebildung der holzigen Landpflanzen vorfinden. Freilich benutzt die Natur noch andere Mittel, um bei Landpflanzen eine sehr beträchtliche Größe des Körpers herzustellen und eine lange Lebensdauer der Wurzeln und Sprossaxen zu sichern; auch unter den Palmen und palmenähnlichen Liliaceen, ebenso wie unter den Farnkräutern finden sich Pflanzen mit großartigen Dimensionen, bei denen ebenfalls große Anforderungen an die Festigkeit der älteren Wurzeln und Sprossaxen gestellt werden und wo dieselben Gesichtspunkte für die Saftleitung wie bei den echten Holzpflanzen maßgebend sind. Die Verhältnisse liegen aber hier insofern ganz anders, als bei derartigen Pflanzen der die mächtige Blattkrone tragende Stamm schon unterhalb des Vegetationspunktes seine definitive Dicke gewinnt; die als Saftwege und elastische Massen dienenden Gewebe entwickeln sich gleich von vornherein, ohne eine nachträgliche Zunahme ihres Querschnittes zu gewinnen, was wiederum mit dem Umstande zusammenhängt, dass die assimilirende Blattkrone sich zwar beständig erneuert, aber nicht wie bei den echten Bäumen Jahr für Jahr an Größe zunimmt.

Zunächst versuche ich es, so kurz als möglich die aus dem Cambium hervorgehenden und durch das Dickenwachsthum veranlassten Gewebebildungen zu charakterisiren, wobei ich jedoch wieder nur die gewöhnlichsten oder typischen Fälle im Auge behalte; dass bei der großen Mannigfaltigkeit der Holzpflanzen tausendfältige, mehr oder minder weitgehende Abweichungen von diesem Typus vorkommen, bedarf kaum der Erwähnung. Auch soll sich das Mitzutheilende zunächst auf das Dickenwachsthum der Sprossaxen beziehen; die immerhin unbedeutenden Abweichungen an den Wurzeln mögen gelegentlich miterwähnt werden.

Das gesammte Dickenwachsthum knüpft, wie erwähnt an die Thätigkeit des **Cambiums** an; die Entstehung des letzteren selbst aber ist wieder von der ursprünglichen Natur der Gefäßbündel abhängig. Es handelt sich hier nur um diejenigen Theile der letzteren, welche als sogenannte Blattspurstränge innerhalb der Interfoliartheile verlaufen, während ihre oberen Endigungen innerhalb der Blätter mit dem Ableben der letzteren abgeworfen werden. Bei den fraglichen Pflanzen nun erscheinen diese Blattspurstränge auf dem Querschnitt der Sprossaxe in einen Kreis geordnet und der Längsverlauf derselben ist im Allgemeinen der Oberfläche parallel, wie es in unserer Fig. 129 dargestellt ist. Die Siebtheile dieser gewöhnlich nicht sehr zahlreichen Bündel sind sämmtlich der Oberfläche der Sprossaxen zugekehrt, die Gefäßtheile nach dem Centrum des Querschnittes hin-

gewendet. Schon vor der Entstehung des Cambiumringes sind die Elemente der Gefäßbündel in radiale Reihen geordnet.

Die erste Andeutung des beginnenden Dickenwachsthums besteht nun darin, dass innerhalb der Gefäßbündel eine zwischen dem Sieb- und Gefäßtheil liegende Zellenschicht in radialer Richtung wächst und dementsprechend durch tangential gestellte Scheidewände getheilt wird; so entsteht das fasciculare Cambium, dessen durch immer wiederholte Theilungen entstandene Zellen, wenn sie nach der Siebseite hin liegen, sich als Elemente der secundären Rinde weiter ausbilden, wenn sie auf der inneren Seite des Cambiums entstehen, neue Holzelemente darstellen. In manchen Fällen schreitet das Dickenwachsthum in der Weise fort, dass diese in jedem einzelnen Gefäßbündel liegende Cambiumschicht den Siebtheil sowie den Gefäßtheil desselben in radialer Richtung anwachsen lässt, so dass der anfangs rundliche Querschnitt des Bündels nach und nach in radialer Richtung sich verlängert und nach außen keilförmig verbreitert. Das zwischen diesen im Dickenwachsthum begriffenen Gefäßbündeln liegende Grundgewebe wächst in entsprechender Weise unter wiederholten Zelltheilungen mit fort; allein auf diese Weise kommt ein geschlossener, massiver Holzkörper nicht zu Stande und ebensowenig eine continuirlich ihn umgebende Schicht von secundärer Rinde (z. B. Stamm des Kürbis).

Im typischen Fall des Dickenwachsthums bildet sich, nachdem in jedem Blattspurstrang eine Cambiumschicht entstanden ist, eine solche auch im Grundgewebe zwischen je zwei benachbarten Strängen, vgl. Fig. 165 *B*, und zwar ebenfalls dadurch, dass die betreffenden Parenchymzellen des Grundgewebes sich in radialer Richtung strecken und durch tangentiale Längswände getheilt werden. So entsteht das interfasciculare Cambium, welches sich an die fascicularen Cambiumtheile anschließt und mit diesen zusammen eine continuirliche Cambiumschicht darstellt, welche auf dem Querschnitt als ein Ring erscheint, in Wahrheit aber natürlich einen Hohlcylinder darstellt, der in dem Gewebe der Sprossaxe verläuft. Auf der Innenseite dieses Cambiumringes liegen nun die Gefäßtheile, auf der Außenseite desselben die Siebtheile der Blattspurstränge und indem der Cambiumring auf seiner ganzen Innenseite fortschreitend Holz erzeugt, entsteht ein Holzring oder Hohlcylinder von Holz, welcher das Mark, den inneren Theil des Grundgewebes, umfasst; auf der Außenseite des Cambiumringes entsteht ebenso ein Hohlcylinder von secundärer Rinde. Es mag schon hier darauf hingewiesen werden, dass aus dieser Art des Wachsthums gewisse Unterschiede in der Anordnung und Form der secundären Rinde und des secundären Holzes nothwendig entspringen müssen: der Cambiumring erweitert sich fortschreitend und die aus ihm entspringenden Holzelemente, welche nur wenig im Querschnitt wachsen, brauchen sich den schon vorhandenen Holzelementen nur gewissermaßen durch Apposition anzulagern, daher gewinnt der Querschnitt des Holzes gewöhnlich eine sehr deutliche Anordnung seiner

Elemente in radiale Reihen und peripherisch concentrische Schichten. Auf der Außenseite des Cambiumringes dagegen genügt es keineswegs, dass den schon vorhandenen Rindenschichten innerlich neue apponirt werden, vielmehr macht die beständig fortschreitende Umfangszunahme des Cambiumringes ein weiteres Wachsthum wenigstens eines Theiles der vorhandenen Rindenelemente in peripherischer Richtung nothwendig; es treten in Folge dessen innerhalb der Rinde nachträgliche Veränderungen der Gewebselemente ein, durch welche unter Umständen die radiale Anordnung derselben in hohem Grade gestört werden kann, wogegen im Allgemeinen die Anordnung in peripherisch concentrische Schichten noch weiter ausgebildet wird. Schließlich hört aber in den äußersten also ältesten Rindenschichten das peripherische Wachsthum häufig auf und entstehen nun in Folge der inneren Schichten von außen her Längsrisse oder andere Zerstörungsformen der äußersten, ältesten Gewebeschicht.

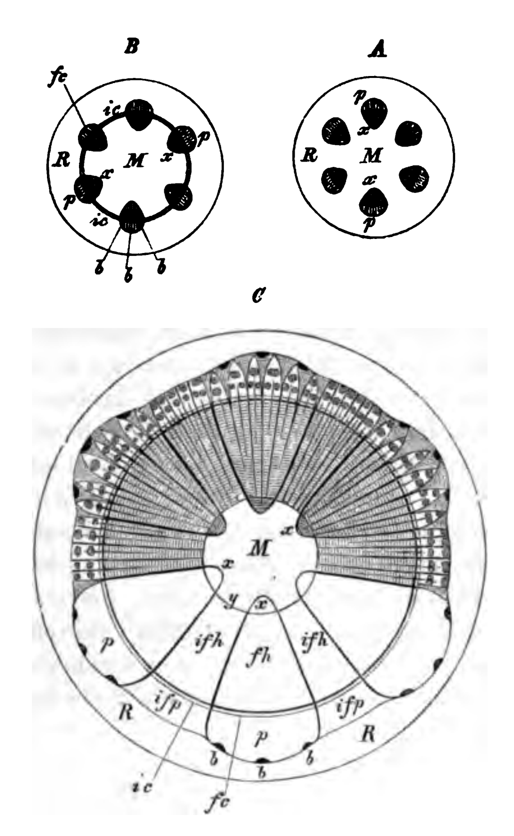


Fig. 165. Schema für das gewöhnliche Dickenwachsthum mit Bildung eines compacten Holzkörpers. *A*, *B*, *C* derselbe Querschnitt in verschiedenen Altersstufen gedacht. — *A* vor der Entstehung, *B* nach Entstehung des interfascicularen Cambiums; *C* nachdem der Cambiumring längere Zeit thätig gewesen ist. — *R* überall die primäre Rinde, *M* das Mark. — *p* der Siebtheil, *x* der Gefäßtheil der Gefäßbündel; *b b b* sind je drei Bastgruppen in den Siebtheilen der Bündel, man beachte, wie dieselben bei *C* auseinanderrücken. — *fc* das Fascicularcambium, *ic* das Interfascicularcambium; *fh* das aus ersterem, *ifh* das aus letzterem entstandene Holz; *ifp* das aus dem Interfascicularcambium entstandene secundäre Rindengewebe (dem Schema ist das hypocotyle Sprossglied von Ricinus communis zu Grunde gelegt).

Wenn im Folgenden die Ausdrücke Holz und Rinde gebraucht werden, so ist darunter immer das secundäre, aus dem Cambiumring entstandene, Holz und ebenso die secundäre Rinde zu verstehen, deren anatomische Beschaffenheit wir nun etwas näher ins Auge fassen wollen.

Sowohl das Holz wie die Rinde bestehen aus zwei Gewebesystemen, deren Ursprung schon im Cambium zu erkennen ist: aus longitudinal

gestreckten Elementen, welche gewöhnlich in Form von Bündeln oder Faserzügen mit in tangentialer Richtung hin und her geschlängeltem Verlauf zusammen gelagert sind; die Maschen des Netzes, welche auf diese Weise entstehen und longitudinal gestreckte Spalten zwischen den genannten Bündeln darstellen, werden von horizontal gestreckten, in radialer Richtung von innen nach außen verlaufenden, parallelen Zellenreihen ausgefüllt, den sogenannten Markstrahlen, welche, je nachdem sie im Holz oder in der secundären Rinde verlaufen, als Holzstrahlen (Spiegelfasern der Techniker) oder Rindenstrahlen zu bezeichnen sind, wobei jedoch zu beachten ist, dass jeder Rindenstrahl nur die äußere, durch das Cambium vermittelte Fortsetzung eines Holzstrahles darstellt. Sehr deutlich ist dieser gröbere Bau der Cambiumprodukte an ausgewitterten Stämmen z. B. von Brassica (Kohl), von Carica Papaya u. a. zu erkennen, noch auffallender aber an den Holzskeleten verschiedener Cactusarten z. B. Cereus, Opuntia u. a., wo die Maschen zwischen den Holz- und Bastbündeln ungemein deutlich zu erkennen sind. Ebenso sind die breiten Bänder des ausnahmsweise ziemlich stark verholzten, käuflichen Bastes der Linde zur Illustration des hier Gesagten zu benutzen. In diesen Fällen wird durch Fäulniss, Verwesung, überhaupt Verwitterung das radial verlaufende Strahlengewebe, welches die Maschenräume zwischen den in tangentialer Richtung undulirten Holz- und Bastbündeln ausfüllt, zerstört, weil es aus saftigen, nicht verholzten Zellen besteht; bei den eigentlichen Holzpflanzen dagegen, wie man ganz besonders deutlich an verwesten Rothbuchenstämmen in Wäldern häufig wahrnehmen kann, ist die Substanz der Holzstrahlen zuweilen resistenter als die der Holzbündel: während diese letzteren durch Verwesung zerstört werden, bleiben jene, gewissermaßen ein aus radial gestellten Platten gebildetes Skelet darstellend, übrig. Übrigens erkennt man sowohl auf einem Tangentialschnitt wie auch auf radialen Spaltflächen gewöhnlichen Holzes die größeren Strahlen als horizontal verlaufende Bänder, welche die Holzmasse von innen nach außen durchsetzen; die kleineren und kleinsten sind nur mikroskopisch zu sehen. Übrigens verlaufen nur die wenigen ersten, schon mit dem Beginn des Dickenwachsthums vorhandenen Strahlen vom Mark durch die ganze Dicke des Holzes bis in die Rinde: sie zerklüften auf dem Querschnitt gesehen den Holzkörper in eine geringere Zahl keilförmig nach außen verbreiteter Portionen. Viel zahlreicher sind die mit fortschreitendem Dickenwachsthum neu entstehenden Strahlen, welche, je später sie entstehen, desto weiter vom Mark entfernt in den Holzportionen auftreten und diese, auf dem Querschnitt betrachtet, in immer feinere, radial gestellte, fächerartig angeordnete Portionen zerklüften, wobei jedoch immer festzuhalten ist, dass diese auf dem Querschnitt erscheinende Zerklüftung nur der Ausdruck für die longitudinal gestreckten Maschen in der undulirten Faserung des Holzes ist, und dass die Strahlen selbst nur die Ausfüllungen dieser Maschen darstellen. Bei dieser Gelegenheit will ich nicht versäumen,

ler gesammten Gewebebildung höherer Pflanzen zu Grunde liegende aufmerksam zu machen, dass, abgesehen von gewissen Sekretions- und vereinzelten, im Gewebe liegenden Idioblasten, die gleich- ı Gewebselemente einer Pflanze überall mit einander in Contakt wie die Epidermis und die Gefäßbündel und das Grundgewebe ie einzelnen Zellenformen der beiden letzteren unter sich durch die flanze hindurch in continuirlicher Verbindung stehen, so gilt das- ın den jetzt näher zu beschreibenden Elementen des Holzes und der insofern es sich um gleichartige Gewebebildungen handelt und be- auffallend tritt dieses Princip gerade bei den Markstrahlen hervor, ı dieselben als parenchymatisches Nahrungsgewebe ununterbrochen n Holz in die Rinde verlaufen und ihrerseits sowohl mit den paren- ischen Elementen der Holz- wie der Rinde in Verbin- ehen.

in den Gefäßbündeln, an Bestehen die Bildung des mringes und des gesamm- kenwachsthums anknüpft, wir auch in den Produkten teren zwei Hauptgruppen ewebselementen unter- n: die gesammte, auf der eite des Cambiumringes dene, secundäre Rinde ist Hauptsache eine Fortbil- es Siebtheiles der Gefäß- . die auf der Innenseite des ımringes entstandene Holz- ebenso eine weitere Fort- ; des Gefäßtheiles der ur- lichen Gefäßbündel, wobei stweilen von dem Strah- ebe absehen. Sowohl in ıde wie im Holz haben wir neben gefäßartigen Ele- ı (Holzgefäßen, resp. Sieb- auch parenchymatisches e (Holz- und Rindenparen- ınd elastische Fasern (Holz- ıstfasern).

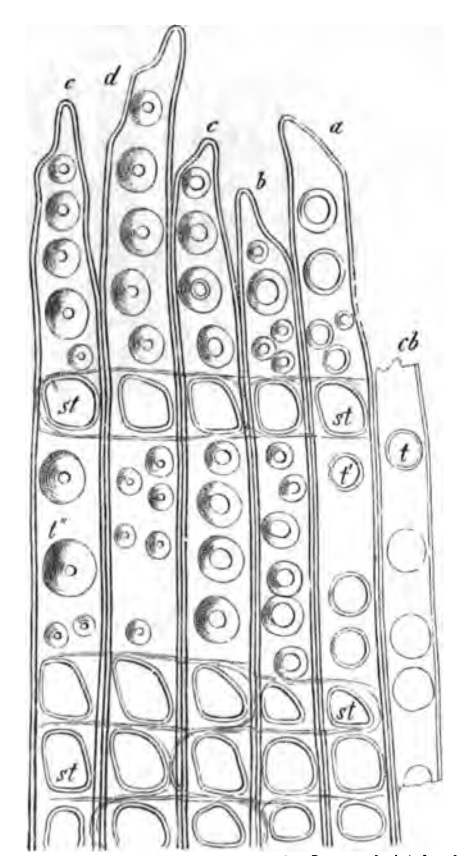


Fig. 166. *Pinus sylvestris*: radialer Längsschnitt durch das Holz eines kräftig wachsenden Zweiges; *cb* cambiale Holzzelle, *a*—*e* ältere Holzzellen; *t t' t''* gehöfte Tüpfel der Holzzellen, an Alter zunehmend; *st* große Tüpfel, wo Markstrahlzellen an den Holzzellen liegen (550).

ıtrachten wir zunächst die Zusammensetzung des aus dem Cambium- ıtstandenen Holzes. Bei den Coniferen besteht dasselbe ganz und

gar oder mit sehr geringen Beimengungen von Parenchym aus langgestreckten Tracheiden: sehr langen, oben und unten zugespitzten Fasern, an deren radialen Seitenwänden auffallend große, vereinzelte, gehöfte Tüpfel ein ungemein charakteristisches Aussehen bedingen (Fig. 166). Bei den Dicotylen dagegen treten derartige Tracheiden zwar gewöhnlich mit in die Zusammensetzung des Holzes ein, neben ihnen aber spielen noch drei andere Formelemente mit: zunächst die Holzgefäße, die seltener als netzartig verdickte, gewöhnlich als gehöft getüpfelte Röhren einzeln oder gruppirt die Holzbündel als continuirliche Röhren durchsetzen (Ring- und gewöhnliche Spiralgefäße kommen im secundären Holz nicht vor, dagegen Tracheiden von ähnlicher Wandskulptur bei den Cacteen); sodann parenchymatische Zellen, welche entweder in Form von spindelförmigen, oben und unten zugespitzten Fasern, jedoch mit lebendigem Inhalt oder in derselben Form,

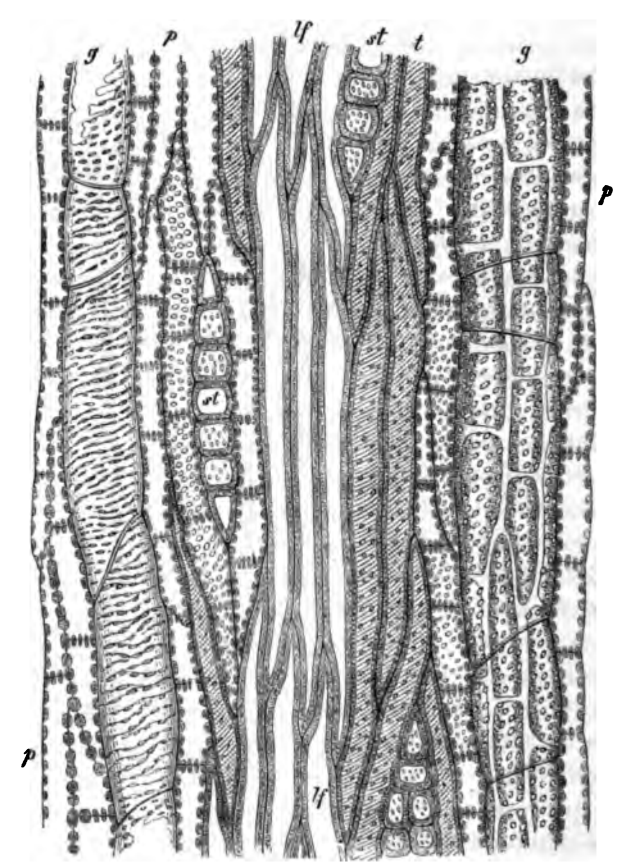


Fig. 167. Tangentialer Längsschnitt durch das secundäre Holz von Ailanthus glandulosa. — *g g* Gefäße — *s t* querdurchschnittene Markstrahlen — *p* Holzparenchym — *t* Tracheiden — *l f* Libriformfasern.

aber durch mehrere Querwände gefächert, als Holzparenchym auftreten. Gewöhnlich bald die Hauptmasse des Holzes bildend, bald in der Masse

mehr zurücktretend finden sich die eigentlichen Holzfasern oder Libriformfasern: enge, dickwandige, langgestreckte, oben und unten schlank zugespitzte Zellen, deren Wandstruktur alle Übergänge von den gehöft getüpfelten Tracheiden bis zu der von Bastfasern zeigen kann. Von diesen Formelementen des Holzes können bald die einen bald die anderen vorwiegen oder zurücktreten oder ganz fehlen: gewöhnlich sind sie sämmtlich vorhanden, ihre relative Quantität und Art der Zusammenlagerung aber bestimmt den Charakter des Holzes, welches je nachdem als eine lockere, poröse, gefäß- und tracheidenreiche oder selbst vorwiegend parenchymatische, in anderen Fällen dagegen als eine vorwiegend feste, dichte, dominirend aus Libriformfasern bestehende Gewebsmasse erscheint. — Libriformfasern, Tracheiden und Holzparenchym bilden in den gewöhnlichen Fällen die dichte Grundmasse des Holzes, in welcher die meist viel weitlumigeren Gefäßröhren verlaufen, auf dem Querschnitt als punktförmige Öffnungen, auf dem Längsschnitt als mehr oder minder deutliche enge Kanäle häufig schon dem unbewaffneten Auge erkennbar.

Die Gefäße, Tracheiden und Libriformfasern des Holzes führen, sobald sie ausgebildet sind, innerhalb ihrer meist stark verholzten Wandungen Luft; nur die Parenchymfasern (Ersatzfasern und eigentliches Holzparenchym) enthalten in ihren dünneren, in gewöhnlicher Weise getüpfelten, oft auch nicht oder schwach verholzten Wandungen Protoplasma und Assimilationsprodukte.

Von wenigen, noch zweifelhaften Ausnahmen abgesehen, ist die im Laufe mehrerer Jahre aus dem Cambium entstandene Holzmasse aus concentrischen Schichten zusammengesetzt, welche auf dem Querschnitt als Ringe erscheinen und, weil in jedem Jahre ein solcher gebildet wird, als **Jahresringe** bezeichnet werden; in Wahrheit sind dieselben natürlich um einander gelegte Hohlcylinder. Jeder Jahresring ist das Produkt der holzbildenden Thätigkeit des Cambiumringes innerhalb einer Vegetationsperiode. Dass dieselben sogar schon dem unbewaffneten Auge als von einander scharf abgesetzte Schichtungen des Holzkörpers erscheinen, kommt daher, dass innerhalb einer jeden Vegetationsperiode, d. h. in der Zeit, wo ein Jahresring gebildet wird, die Holzbildung selbst periodisch verschieden ist. Selbstverständlich ist die innere Seite eines jeden Jahresringes die zuerst und zwar im Frühjahr entstandene Holzschicht einer Vegetationsperiode, während die Außenseite desselben Jahresringes gegen den Schluss der holzbildenden Thätigkeit in derselben Vegetationsperiode entstanden ist. An der Grenze successiver Jahresringe setzt sich also immer das Frühjahrsholz des folgenden an das Herbstholz des vorausgehenden, nächstinneren Ringes an, so also, dass die am meisten verschiedenen Holzbildungen zweier Vegetationsperioden unmittelbar neben einander liegen, wodurch eben die Abgrenzung zweier benachbarter Jahresringe an Deutlichkeit gewinnt. Ganz allgemein gesagt, ist das Frühjahrsholz aus weitlumigen und

dünnwandigeren Elementen zusammengesetzt; das in einer Vegetationsperiode zuletzt gebildete Herbstholz besteht dagegen aus englumigen und oft auch dickwandigeren Elementen. Dieser Unterschied tritt besonders deutlich hervor bei dem so einfach gebauten Coniferenholze, welches, wie erwähnt, ganz aus Tracheiden besteht, deren Querschnitt im Frühlingsholz ungefähr quadratisch, im Herbstholz dagegen schmal rechteckig erscheint, so zwar, dass die Herbstholzzellen in radialer Richtung auf $^1/_3$ oder $^1/_4$ des Durchmessers des Frühlingsholzes zusammengedrückt erscheinen.

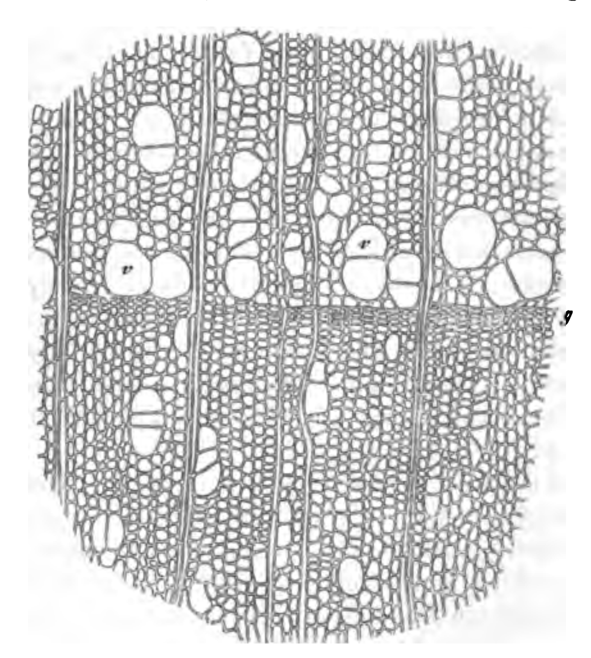


Fig. 168. Querschnitt aus dem Holz des Faulbaums (Rhamnus Frangula); *g* das Herbstholz des älteren, *v v* Gefäße im Frühlingsholz des jüngeren Jahresringes (nach Rossmann).

Auch abgesehen von der stärkeren Wandverdickung der ersteren ist also das Holz des Herbstes reicher an Wandsubstanz und ärmer an Hohlräumen als das Frühlingsholz. Bei den dicotylen Hölzern gesellt sich zu diesen das Parenchym, die Tracheiden und Libriformfasern betreffenden Differenzen noch eine entsprechende der Gefäße, denn im Allgemeinen sind die im Frühjahrsholze liegenden Gefäße im Querschnitt weit größer als die im Sommer und Herbst gebildeten und häufig nimmt mit der vorrückenden Jahreszeit auch die relative Anzahl der im Holzringe auftretenden Gefäße ab. Alles zusammengefasst ist also das Frühjahrholz poröser, lockerer, weniger substanzreich als das Herbstholz; der Übergang von dem einen in das andere in demselben Jahresring kann langsam abgestuft oder auch ein plötzlicher sein, und außerdem ist beizufügen, dass häufig der mittlere Theil zwischen Frühlings- und Herbstholz eines Jahresringes vorwiegend reich an Libriformfasern ist.

Auf dem Quer- und Längsschnitt älterer Baumstämme und Äste tritt gewöhnlich der Unterschied zwischen sogenanntem **Splint und Kernholz** deutlich hervor. Der Splint ist eine helle, unter der Rinde liegende, mehr oder weniger dicke Holzzone, in welcher sich zwei, drei oder viele Jahresringe erkennen lassen; was innerhalb dieser Zone liegt, ist gewöhnlich dunkelgefärbt, roth, gelb, braun, schwarz und aus viel härterer Masse ge-

bildet: das Kernholz, welches in der Technik allein benutzt wird. Da die Dicke des Splintes im Wesentlichen dieselbe bleibt, während das Kernholz Jahr für Jahr an Dicke zunimmt, so leuchtet ohne Weiteres ein, dass jährlich eine innere Splintlage sich zu einer neuen äußeren Kernholszchicht umbildet. Dieser Unterschied zwischen Splint und Kernholz tritt nicht immer in der Färbung und Härte hervor z.B. bei der Edeltanne; und von dem Buxbaum und manchen Ahornarten wird sogar behauptet, dass dieser Unterschied überhaupt nicht existirt, das ganze Holz eines älteren Stammes also aus Splint bestehe. Der Splint ist das Holz in derjenigen Verfassung, wie es in einer Vegetationsperiode durch Ausbildung der verschiedenen Holzelemente aus dem Cambium entstanden ist, es ist das normale Holz, welches für die Lebensthätigkeit der Pflanze unmittelbar und allein in Betracht kommt, in ihm wird das von den Wurzeln aufgenommene Nahrungswasser emporgeleitet, in seinen Markstrahlen und sonstigen Parenchymzellen Reservestoffe abgelagert. Das in den Zustand des Kernholzes übergegangene Holz dagegen betheiligt sich nicht mehr unmittelbar an der Lebensthätigkeit der Pflanze, es ist als eine in Zersetzung begriffene, vielleicht auch zur Ablagerung von Exkreten bestimmte Gewebemasse zu betrachten. Die dunklere Färbung sowohl wie die größere Härte und Resistenz gegen Zerstörung verdankt das Kernholz der Infiltration mit dunkler gefärbten, oft im Wasser als Farbstoffe löslichen Substanzen (Rothholz, Blauholz, Gelbholz) oder mit harzartigen Körpern (Guajakholz, Coniferen), zuweilen selbst mit Kieselsäure (Tectonia, Eisenholz) und anderen Substanzen, welche gleich jenen in extremeren Fällen nicht bloß die Wandungen imprägniren, sondern auch die Hohlräume der Fasern und Gefäße theilweise oder selbst ganz ausfüllen.

Gegenüber der resistenten, elastischen Holzmasse erscheint die **secundäre Rinde** auf der Außenseite des Cambiumringes gewöhnlich als eine mehr saftige, vorwiegend von lebensthätigen Zellen zusammengesetzte Gewebemasse, in welcher jedoch häufig Bastfasern oder dickere Stränge von solchen eine auffallend deutliche Faserstruktur von großer Festigkeit bewirken. Als das charakteristische Hauptelement der secundären Rinde sind jedoch, wie schon erwähnt, die Siebröhren zu betrachten, neben denen ein mehr oder minder großes Quantum von dünnwandigem, längsgestrecktem, saftigem Parenchym niemals fehlt: man pflegt beide zusammen als Weichbast zu bezeichnen im Gegensatz zu den eigentlichen, gewöhnlich sehr dickwandigen, oft sehr langen, zuweilen freilich auch kurzen, zähen Bastfasern, welche in manchen Fällen der secundären Rinde vollständig fehlen, in anderen Fällen als vereinzelte Elemente im Weichbast zerstreut sind, nicht selten aber in Form mehr oder minder dicker Bündel oder selbst Schichten den Gesammtbau der secundären Rinde beherrschen. Gleich den verschiedenen Elementen des Holzes können auch die der secundären Rinde in sehr mannigfaltiger Weise zusammengelagert und quantitativ vertreten sein.

In noch höherem Grade aber als es im Holze geschieht, wird die Gesammtstruktur der secundären Rinde durch das horizontal liegende Strahlengewebe mitbeeinflusst. Um nur zwei extreme Fälle hervorzuheben, können die Markstrahlen, wenn sie in großer Zahl die Rinde durchsetzen, auch dem ganzen übrigen Gewebe eine vorwiegend in Radialreihen sich aussprechende Anordnung auf dem Querschnitt verleihen (Chinarinden), und wenn Bastfasern vorhanden sind, so erscheinen auch diese auf dem Querschnitt vorwiegend in radiale Reihen geordnet; im anderen Extrem dagegen verbreitern sich einzelne Markstrahlen vom Cambium nach außen hin sehr stark, indem ihre Parenchymzellen der Umfangszunahme des Stammes entsprechend in tangentialer Richtung sehr stark wachsen, durch radial gestellte Längswände gefächert werden und so eine Parenchymmasse aus concentrisch geordneten Zellenschichten darstellen, in welcher dickere Bündel des Weichbastes, unter Umständen mit Bastfasern durchsetzt, liegen. Bei den Coniferen ist gewöhnlich sowohl die radiale Reihenanordnung wie auch die

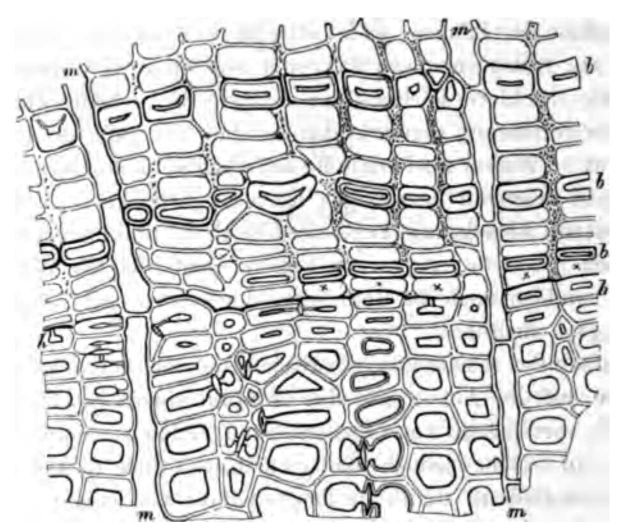


Fig. 169. Querschnitt aus dem Stamm von Juniperus communis (Wachholder); *x x* Cambium; *h h* das Herbstholz des jüngsten Jahresringes; *b b* Bastfasern der secundären Rinde, in peripherischen Reihen, dazwischen Siebröhren; *m* Markstrahlen (de Bary).

in peripherisch concentrische Schichten deutlicher ausgebildet und unsere Figur zeigt zugleich, wie hier die dickwandigen Bastfasern innerhalb des Weichbastes schichtenweise abgelagert sind.

Auf einem tangentialen Längsschnitt betrachtet, erscheint die secundäre Rinde ganz ähnlich wie das Holz aus geschlängelten oder undulirten, netzartig verbundenen Bündeln längsgestreckter Elemente zusammengesetzt, deren ebenfalls longitudinal gestreckte Maschen von dem Parenchym der Rindenstrahlen angefüllt sind. Dieser Bau wird auch von dem unbewaffneten Auge gesehen, wenn die Bündel reich an Bastfasern sind.

Die Thätigkeit des Cambiums ist nach der Außenseite hin gewöhnlich träge und weniger ausgiebig als auf der Innenseite, d. h. die Rindenbildung schreitet in radialer Richtung viel langsamer fort als die Holzbildung, wie ohne Weiteres einleuchtet, wenn man auf dem Querschnitt z. B. eines dicken Weißbuchenstammes die nur wenige Millimeter dicke Rinde mit dem mächtigen Holzkörper, die ja beide von gleichem Alter sind, vergleicht.

An Sprossaxen, welche später in ein dauerndes Dickenwachsthum eingehen, zeigt sich schon vor dem Beginn desselben, gleichzeitig oder später die **Peridermbildung.** Unter Periderm versteht man nämlich eine aus Korkzellen bestehende Gewebeschicht, welche in den normalen Fällen als eine continuirliche Haut die ganze jüngere oder auch schon älter gewordene Sprossaxe oder Wurzel umhüllt, in den meisten Fällen von unbeträchtlicher Dicke, zuweilen aber, wie bei der Korkeiche, eine mehrere Centimeter dicke Schicht (den Flaschenkork) darstellend. Ein sehr instruktives Beispiel einfacher Peridermbildung haben wir in der Kartoffelschale vor uns; in manchen Fällen, wie bei unserer Korkulme, wuchert das Korkperiderma in Form einzelner Längsleisten hervor. Dickere Peridermlagen pflegen aus abwechselnden Schichten von dickwandigen und dünnwandigen Korkzellen zu bestehen und nicht selten blättern sich die einzelnen dünnen Korkschichten von einander ab, wie z. B. an den älteren Ästen und jüngeren Stämmen der Birke, besonders schön auch bei manchen Melaleucaarten. Das Periderm ist ein verstärkter Ersatz der Epidermis. Die verkorkten Zellwände schließen allseitig ohne Intercellularräume zusammen und besitzen die Eigenschaften der Cuticula und der cuticularisirten Außenwand der Epidermis. Der Schutz, den sie den inneren Geweben gegen Verdunstung ihres Saftes gewähren, wird wesentlich dadurch gesteigert, dass die Korkzellen unmittelbar nach ihrer Ausbildung absterben und ihren Saft verlieren, wobei nicht selten körnige oder amorphe Stoffe das Lumen theilweise oder ganz erfüllen (Birke). Die Entstehung des Peridermas wird durch eine dem Cambium ähnliche Gewebebildung vermittelt: entweder und zwar seltener entsteht dieses Korkcambium oder Phellogen in der Epidermis selbst oder in der unmittelbar darunter oder in einer etwas tiefer liegenden Schicht des primären Rindengewebes: die betreffenden Zellen wachsen zunächst in radialer Richtung und theilen sich dann durch tangential gestellte Längswände. Von

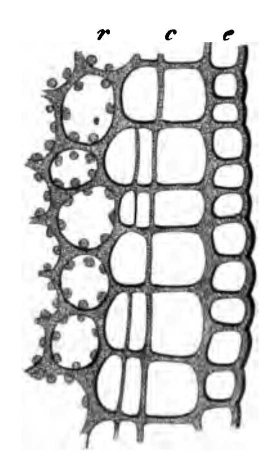


Fig. 170. Beginnende Peridermbildung an einer Sprossaxe von Annona cheirimolia im Querschnitt; *e* Epidermis, *c c* Korktheilungen; *r* chlorophyllhaltiges Rindenparenchym.

den beiden so entstandenen Tochterzellen bildet sich die äußere zu einer Korkzelle aus, während die innere abermals radial erweitert sich wieder theilt, und von den nunmehrigen beiden Tochterzellen wieder die äußere in eine Korkzelle sich umwandelt, während die innere lebendig bleibt und denselben Process wiederholt. Die aus den beständig sich regenerirenden Zellen bestehende Schicht ist das **Phellogen**, dessen Ähnlichkeit mit dem Cambium noch dadurch gesteigert wird, dass häufig auch nach der inneren Seite hin Gewebeschichten aus dem Phellogen entspringen, die als sogenanntes Phelloderma die parenchymatische, lebende Rinde verstärken (vgl. Fig. 171). Zur anatomischen Charakteristik des Korkgewebes gehört die fast ausnahmslos durchgeführte Anordnung in radiale Reihen und zugleich in concentrische Schichten, die sich zum Theil aus der angegebenen Entstehung der Korkzellen, zum Theil aus dem rasch beendigten Wachsthum derselben unmittelbar ergiebt.

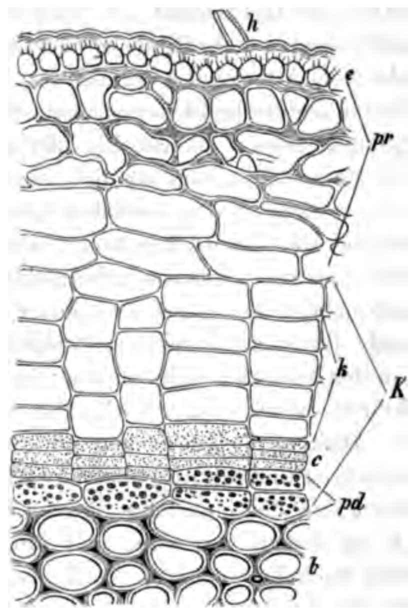


Fig. 171. Korkbildung in einem diesjährigen Zweig von Ribes nigrum. Theil eines Querschnitts. *e* Epidermis, *h* Haar, *b* Bastzellen; *pr* Rindenparenchym durch das Dickenwachsthum des Zweiges verzerrt; *K* die gesammten Erzeugnisse des Phellogens *c*; *k* die radial in Reihen geordneten Korkzellen aus *c* in centrifugaler Richtung entstanden; *pd* Phelloderma (chlorophyllhaltiges Parenchym aus *c* in centripetaler Richtung entstehend) (550).

Wie in manchen Fällen (Viscum, Acer striatum, Cornusarten u. s. w.) die Epidermis selbst viele Jahre lang dem Dickenwachsthum des Organes folgt, so kann auch das Periderma und zwar viel häufiger jahrelang der Umfangszunahme eines Astes oder Stammes durch passive Dehnung und Wachsthum folgen.

Eher oder später kommt es jedoch bei lang andauerndem Dickenwachsthum fast immer zu einer abermaligen Veränderung der Hautbildung, zur Entstehung der **Borke.** In selteneren Fällen erscheint dieselbe als sogenannte Ringelborke, die dadurch entsteht, dass in tieferen Rindenschichten von dem vorhergehenden Periderma um einige Zellenlagen entfernt neue Peridermschichten sich bilden, worauf die älteren sich in der Querrichtung des Stammes abblättern (Vitis, Clematis, Cupressineen nach DE BARY). Gewöhnlicher ist aber die Schuppenborke, deren einfachstes und lehrreichstes Beispiel wir an den Stämmen der Platanen vorfinden. Bekanntlich blättern sich von diesen im Sommer mehr oder minder große, oft handgroße Gewebeplatten 1—2 Millimeter dick ab und hinterlassen nach

ihrem gänzlichen Abfallen eine etwas rauhe, mit Korkwarzen besetzte Fläche am Stamm. Denken wir uns nun, dass nach und nach an derselben Stelle der Rinde solche Schuppen zwar absterben, aber nicht abfallen, sondern an einander haftend am Stamme hängen bleiben, so würde sich derselbe nach Jahren mit einer schuppenförmig über einander geschichteten Lage von abgestorbenen Gewebemassen umgeben, welche zusammen die Schuppenborke darstellen und zugleich würden in Folge der fortschreitenden Umfangszunahme des Stammes diese abgestorbenen Schuppenpakete durch zwischen ihnen hinlaufende Längsrisse von einander sich mehr und mehr abtrennen. Sehr deutlich ist dieser Vorgang bei genauerer Betrachtung der Borke alter Kiefernstämme und sonst schon mit unbewaffnetem Auge zu erkennen. Die Entstehung dieser Borkeschuppen wird durch wiederholte Bildung dünner Korklamellen innerhalb der lebenden Rinde veranlasst; dieselben umlaufen jedoch nicht das Organ, sondern setzen mit ihren Rändern an umschriebene Stellen der Oberfläche desselben an, so dass aus der Rinde gewissermassen wie mit einem Hohlmeißel ein Stück herausgeschnitten wird. Die betreffende Phellogenschicht nicht nur, sondern auch das gesammte, auf ihrer Außenseite liegende Rindengewebe stirbt ab und vertrocknet, worauf dann weiter nach innen derselbe Process sich wiederholt. Da nun die genannten Korklamellen ohne Unterschied die verschiedensten Gewebeformen der Rinde aus dem Verband des lebenden Theiles herauslösen, so bestehen also die Borkeschuppen aus all' den verschiedenen Zellenformationen, die in der Rinde überhaupt vorkommen und es leuchtet ein, dass, indem durch die fortschreitende Borkebildung ein immer dickerer Panzer um den Stamm heranwächst, die lebende Rinde selbst, indem sie vom Cambium her ihrerseits sich regenerirt, doch immer nur eine verhältnissmäßig dünne Schicht des aus dem Cambium überhaupt entstandenen Gewebes darstellt. Nachdem die primäre Rinde durch die genannten Vorgänge beseitigt ist, werden nach und nach immer die älteren Schichten der secundären Rinde in die Borkebildung eingezogen und, indem das innere alte Holz in Kernholz sich umwandelt, das ursprüngliche Mark und die es umgebenden ursprünglichen Gefäßbündeltheile ebenfalls den Lebensprocessen längst entzogen sind, besteht also das betreffende Organ (ältere Sprossaxe oder Wurzel) nunmehr nur noch aus solchen lebenden Gewebemassen (secundärer Rinde und Splint), welche ganz und gar der Thätigkeit des Cambiums ihr Dasein verdanken. — Die verschiedene Härte und sonstige materielle Beschaffenheit der Borke, besonders aber die Art, wie sie nach und nach durch immer tiefer eingreifende, häufig netzartig verbundene Längsrisse zerklüftet wird, hängt von den entsprechenden Eigenschaften derjenigen Massen des Rindengewebes ab, welche das Material zur Borkebildung liefern. Finden sich darin größere Quantitäten elastischer Fasern, so wird auch die Borke einen faserigen Bruch zeigen müssen, sind, wie es sehr häufig geschieht,

im parenchymatischen Rindengewebe zahlreiche Steinzellen vorhanden, so wird man dieselben in den Borkeschuppen wiederfinden und ebenso werden dieselben reich an Kalkoxalat sein, wenn solches wie gewöhnlich in großen Massen im secundären Rindengewebe vorher angehäuft gewesen ist.

Wie in der Epidermis die Spaltöffnungen als Communicationswege der in den Intercellularräumen enthaltenen Luft mit der Atmosphäre vorhanden sind, so finden sich auch im Periderm und später in der Borke besondere Organe, durch welche, wie man annimmt, ein wenn auch sehr beschränkter Verkehr der Atmosphäre mit dem Inneren des Rindengewebes hergestellt wird. Diese Organe sind die **Lenticellen oder Korkwarzen** [2]), welche schon in der ersten Vegetationsperiode der verholzenden Sprossaxen entstehen und an ein- und mehrjährigen Sprossen in Form von meist hellgefärbten, rundlichen Warzen aus dem glatten Periderma hervorragen. Mit der Umfangszunahme des Organes verbreitern sie sich in der Querrichtung desselben und erscheinen zuletzt als quergestreckte, bei feuchtem Wetter wulstartig vorquellende Gewebebildungen, deren Zahl mit zunehmendem Alter des Astes oder Stammes sich vermehrt. Die Lenticellen können als streng lokalisirte, eigenthümliche Peridermwucherungen aufgefasst werden: wo das Periderm innerhalb der Epidermis oder dicht unter derselben sich bildet, da entstehen die Korkwarzen schon vor demselben oder gleichzeitig mit ihm unter den nicht sehr zahlreichen Spaltöffnungen der Sprossaxe: in dem unter einer Spaltöffnung liegenden Gewebe bildet sich ein nach innen convex vorspringendes Phellogen, aus welchem nach außen hin reihenweise geordnetes Korkgewebe, nach innen hin Phelloderma gebildet

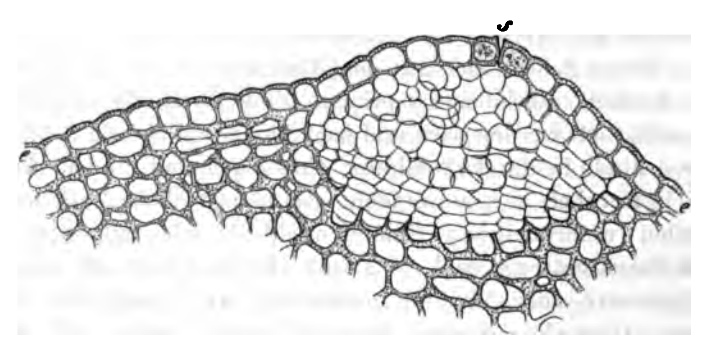


Fig. 172. Querschnitt durch eine Lenticelle von Betula alba; *e* die Epidermis, *s* eine Spaltöffnung; unter dieser das Füllgewebe der Lenticelle, weiter innen das Phellogen; am Rande der Lenticelle beginnt die Peridermbildung (nach de Bary).

wird. Dieses Phellogen schließt unmittelbar und continuirlich an das übrige peridermbildende Gewebe der Sprossaxe an, nur ist seine zellbildende Thätigkeit besonders nach der Außenseite hin lebhafter; auch unterscheiden sich die nach auswärts vom Phellogen entstandenen Zellen von denen des gewöhnlichen Peridermas dadurch, dass sie Intercellularräume besitzen und dass die äußere Gewebemasse der Lenticelle sogar ein ganz lockeres, selbst

in seine einzelnen Zellen pulverig zerfallendes Gewebe darstellt, welches als Füllgewebe bezeichnet wird, wie Fig. 172 deutlich erkennen lässt. Die Zellen dieses Füllgewebes bleiben dünnwandig und längere Zeit lebendig und bei Berührung mit Wasser quellungs- und selbst wachsthumsfähig. Bei dem Schluss der Vegetationsperiode bildet sich eine dichte, nicht mit Intercellularräumen durchsetzte Korkschicht in der Lenticelle, durch welche die Communication der Rindenintercellularen mit der Atmosphäre während der Vegetationsruhe unterbrochen wird; mit Beginn der neuen Vegetationsperiode entsteht jedoch aus dem Phellogen der Lenticelle neues, lockeres Füllgewebe, welches die abschließende Korkschicht der Lenticelle zersprengt und für die Zeit der Vegetationsperiode öffnet. — Die Entstehung der Lenticellen ist aber nicht immer an die Existenz der Spaltöffnungen gebunden: bei der Bildung innerer Peridermschichten bilden sich Lenticellen ganz unabhängig von jenen, aber gewissermaßen als lokale Wucherungen der neuen Peridermschicht und da innere Peridermlagen nothwendig mit Borkebildung verbunden sind, so entstehen also Lenticellen auch innerhalb der Borke, was besonders deutlich nach Abfall der Borkeschuppen bei den Platanen an der frisch entblößten Rindenoberfläche, welche nun mit Korkwarzen besetzt ist, hervortritt.

Das bisher über das Dickenwachsthum Gesagte gilt zunächst von den Sprossaxen. Wie schon erwähnt, unterliegen aber auch die **Wurzeln** der Holzpflanzen einem nachträglichen Dickenwachsthum, welches sich nur in wenigen Punkten von dem der Sprossaxen unterscheidet. Wie in den ersteren ist auch hier die erste Entstehung des Cambiums an die Gefäßbündel gebunden, die, wie wir schon wissen, in den Wurzeln den axilen Cylinder bilden, in welchem die Siebtheile mit den Gefäßtheilen peripherisch alternirend gelagert sind. Das Cambium entsteht daher als eine ringförmige Schicht mit A u s - und E i n b u c h t u n g e n so verlaufend, dass auch hier wieder die Siebtheile auf die Außenseite, die Gefäßtheile auf die Innenseite des Cambiums zu liegen kommen. Die secundäre Holz- und Rindenbildung erfolgt sodann ganz ähnlich wie in den Sprossaxen, nur herrscht im Allgemeinen bei den Wurzeln die Eigenthümlichkeit vor, dass das secundäre Holz aus dem Cambiumring entspringend (im Querschnitt gesehen) nicht an die Gefäßtheile des axilen Stranges ansetzt, sondern zwischen denselben, also auf der Innenseite der primären Siebtheile, sich bildet. Auch herrscht bei dem Dickenwachsthum der

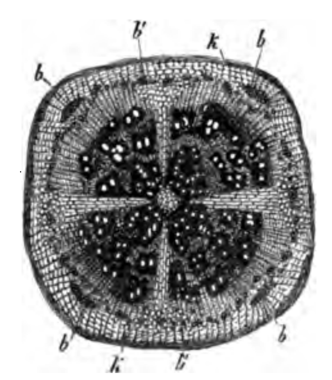


Fig. 173. Querschnitt durch den oberen rübenförmigen Theil einer älteren Pflanze von Phaseolus multiflorus, weniger vergrößert als Fig. 139. Man beachte bei Vergleichung der beiden Figuren die übereinstimmende Lage der primären Bastbündel *b b*.

Wurzeln sehr gewöhnlich die Entstehung von parenchymatischen Geweben vor. — Gewöhnlich tritt an Wurzeln, welche überhaupt Dickenwachsthum zeigen, schon frühzeitig Peridermbildung auf, die dann jederzeit tief im inneren Gewebe ihren Ursprung nimmt. Innerhalb der früher erwähnten Endodermis, welche den ganzen axilen Strang umhüllt, liegt nämlich eine Parenchymschicht, das sogenannte Pericambium, und in diesem entsteht nach de Bary das Periderm der Wurzeln, so dass also das gesammte Rindengewebe derselben abstirbt und eine neue Rindenschicht, d. h. also ein Phelloderma, durch die Thätigkeit des Phellogens entstehen muss, auf dessen Außenseite zugleich ein aus Kork bestehendes Periderm sich bildet.

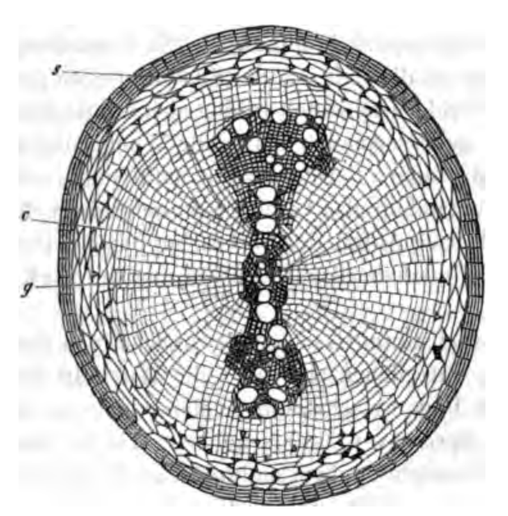


Fig. 174. Querschnitt einer dünnen Wurzel am Rhizom der Brennnessel (Urtica dioica); bei *g* die von links nach rechts gerichtete Reihe der primären Gefäße; das secundäre Holz bildet zwei (in der Fig. oben und unten liegende) Gruppen; *c* das Cambium. Die primäre Rinde ist abgestoßen; den Umfang nimmt das Periderm ein (nach de Bary).

Schließlich ist hier kurz das eigenthümliche Dickenwachsthum vieler rübenförmiger Wurzeln, wie z. B. des Rettigs, der Wasserrübe u. s. w., sowie mancher knolligen Anschwellungen von Sprossaxen, wie der Kartoffelknollen und Kohlrüben, zu erwähnen. Diese wegen ihrer saftigen, dünnwandigen, nicht verholzten Gewebemassen essbaren Pflanzentheile verdanken, da sie anfangs ebenfalls dünn, fadenförmig sind, ihre spätere Dicke und Massigkeit dem nachträglichen, durch eine Cambiumschicht vermittelten Dickenwachsthum. Im Wesentlichen und rein formal betrachtet sind die Vorgänge dabei dieselben wie in den gewöhnlichen Fällen, wo das Cambium echtes Holz erzeugt; nur herrscht hier an Stelle der Bildung von Tracheiden und Libriformfasern die Parenchymbildung vor und die Verholzung an den auf der Innenseite des Cambiumringes entstandenen Zellen unterbleibt gänzlich oder trifft in nur geringem Grade die nicht einmal zahlreichen Gefäße, welche das ganz aus unverholztem Parenchym bestehende secundäre Holz durchziehen. Zuweilen werden bekanntlich Rüben und Kartoffelknollen holzig; sie sind dann von zähen, ungenießbaren Fäden, d. h. von wirklich verholzten Strängen, durchzogen.

Indem ich nun die sehr zahlreichen Fälle von **abnormem Dickenwachsthum** [3]) bei dicotylen Holzpflanzen übergehe, da dieselben trotz namhafter Abweichungen vom Typus doch nicht eigentlich principiell davon

verschieden sind, erübrigt mir nun noch, einen Blick auf das Dickenwachsthum einer kleinen Gruppe von monocotylen Gewächsen, welch' letztere diesen Vorgang sonst nicht zeigen, zu werfen. Es handelt sich um eine Abtheilung der Liliaceen, zu denen die allbekannten Gattungen Dracaena, Yucca und einige andere gehören. Diese im höheren Alter palmenartig aussehenden Pflanzen, besitzen in der Jugend einen dünnen, kaum fingerdicken Stamm, der später eine sehr beträchtliche Dicke erreichen kann, was natürlich durch Dickenwachsthum geschieht und dieses setzt sich auch auf die Wurzeln fort. Nun ist aber der junge, dünne Stamm, wie überhaupt bei den Monocotylen, von isolirten, geschlossenen Gefäßbündeln durchzogen, welche nahe der Oberfläche entspringend in radial schiefer Richtung in den Stamm hinaufsteigen, ungefähr dessen Mitte erreichen und dann ziemlich plötzlich in die Blätter hinausbiegen (vgl. Fig. 130). Die in verschiedenen Höhen entspringenden, ein- und auswärts biegenden, zahlreichen Stränge kreuzen also ihre Bahnen und es ist kaum denkbar, wie bei diesem Sachverhalt eine Cambiumschicht zu Stande kommen könnte, welche ähnlich wie bei den echten Holzpflanzen in sich zusammenhängend zugleich auch durch die Gefäßbündel selbst hindurchliefe. Thatsächlich wird auch das Dickenwachsthum dieser Pflanzen in etwas anderer Weise eingeleitet und fortgeführt. Eine im Querschnitt ringförmige Zone des **Grundgewebes**, außerhalb welcher noch eine dünne Rindenschicht liegt, verwandelt sich durch radiales Wachsthum und Auftreten tangentialer Scheidewände in ein Theilungsgewebe oder Meristem, dessen Thätigkeit mit der eines echten Cambiums allerdings große Ähnlichkeit besitzt; jedoch treten einige namhafte Unterschiede hervor: abgesehen davon, dass die Bildung secundärer Rinde aus diesem Meristem gewöhnlich eine höchst unbeträchtliche ist, wird auf der Innenseite des immer mehr sich ausweitenden Meristemkreises nicht ein so homogener und compakter Holzkörper, wie bei den Coniferen

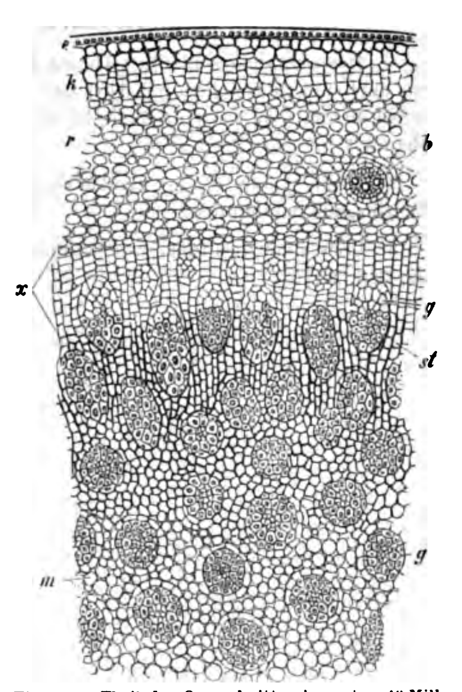


Fig. 175. Theil des Querschnitts eines etwa 13 Mill. dicken und 1 Meter hohen Stammes von Dracaena (wahrscheinlich reflexa), etwa 20 Ctm. unter dem Gipfel. — *e* Epidermis, *k* Kork (Periderm), *r* Rindentheil des Grundgewebes, *b* Durchschnitt eines Fibrovasalstranges, der zu einem Blatt hinausbiegt; *m* das primäre Grundgewebe (Mark), *g* die primären Stränge; *x* der Meristemgürtel, in welchem noch sehr junge Gefäßbündel zu sehen sind, während ältere *g* schon halb oder ganz aus ihm herausgetreten sind, da sich sein innerer Theil in strahlenartig geordnetes Grundgewebe *st* umwandelt.

und Dicotylen abgelagert, sondern die Produkte des Meristemmantels sind secundäre Gefäßbündel, welche aus Siebröhren und Tracheiden bestehen. Diese secundären Gefäßbündel zeigen einen geschlängelten, undulirten Verlauf, anastomosiren in radialer und tangentialer Richtung, bilden so ein dichtes Netzwerk, dessen Maschen von radial gestrecktem Parenchym erfüllt sind, welches aus dem Meristemmantel entsteht und, wie man leicht bemerkt, den Markstrahlen des echten Holzes entspricht. — Mit diesem Dickenwachsthum ist auch hier an der Oberfläche der betreffenden Organe Peridermbildung verbunden, die sich jedoch gewöhnlich auf die Herstellung einer dünnen Korkhaut beschränkt, welche ähnlich wie die Epidermis das ganze Organ vollständig als glatte Schicht umhüllt.

Anmerkungen zur X. Vorlesung.

1) Das überaus reichhaltige Thema des nachträglichen Dickenwachsthums, besonders auch die zahlreichen, im Text gar nicht berührten abnormen Fälle desselben ist ebenso ausführlich wie zutreffend in DE BARY's Anatomie der Vegetationsorgane 1877 behandelt.

2) Das hier über die Lenticellen Gesagte ist dem § 179 in DE BARY's Anat. der Vegetationsorgane entnommen.

3) Über abnormes Dickenwachsthum findet man das Nöthige in DE BARY's Anatomie, Cap. XVI.

XI. Vorlesung.

Milchröhren und Sekretbehälter.

Das Hautgewebe, die Gefäßbündel und das Grundgewebe konnten wir von ihren rudimentärsten Anfängen bei den Thallophyten durch die Muscineen und Gefäßkryptogamen bis zu den höchst entwickelten Phanerogamen hinauf als phylogenetisch identische Organisationsformen im Zusammenhang verfolgen. In ihnen spricht sich ein wesentlich gleichartiger Organisationsplan des gesammten Pflanzenreiches aus und selbst in den Produkten des Cambiums der Holzpflanzen konnten wir nicht etwas wesentlich Neues, sondern nur eine weitere Vervollkommnung dieser Gewebedifferenzirungen constatiren.

Ganz anders verhält es sich in dieser Beziehung mit den Milchröhren und Sekretionsorganen, deren Vorkommen von einer derartigen phylogenetischen Continuität nichts erkennen lässt. Auf den verschiedensten Organisationsstufen des Pflanzenreiches treffen wir in einzelnen kleineren Abtheilungen derartige Organe, während sie anderen, oft weit ausgedehnteren Verwandtschaftskreisen fehlen, oder in solchen nur gelegentlich auftreten. Im Allgemeinen haben wir jedoch in ihrem Vorkommen immer ein Zeichen weiter fortgeschrittener physiologischer Arbeitstheilung zu erkennen, nur handelt es sich dabei vorwiegend um chemische Aufgaben, welche durch diese Organisationsverhältnisse gelöst werden. Da bei den Phanerogamen überhaupt die Theilung der physiologischen Arbeiten am deutlichsten ausgesprochen ist, so finden sich auch die hier zu betrachtenden Gewebeformen vorwiegend bei ihnen häufiger und in größerer Mannigfaltigkeit als bei den Kryptogamen, obwohl auch den letzteren derartige Gewebeformen nicht fehlen.

Zur Charakteristik der Milchsaftgefäße und Sekretionsorgane gehört vor Allem, dass sie bei sonst gleichartiger Beschaffenheit doch keinem der drei Gewebesysteme ausschließlich eigen sind, sondern in ihrem Auftreten eine auffallende Freiheit genießen; bald, wenn auch seltener, in dem Hautgewebe, bald im Grundgewebe, bald in den Gefäßbündeln finden wir Milch-

röhren und Sekretionsorgane, und höchstens könnte man dem Grundgewebe eine Bevorzugung in dieser Richtung zusprechen.

Wir betrachten nun zunächst die **Milchröhren**[1]).

Bei einer immerhin großen Anzahl von Familien und Gattungen innerhalb gewisser Familien oder selbst Species innerhalb gewisser Gattungen, z. B. in den Familien der Euphorbiaceen, Urticaceen, Asclepiadeen, Papaveraceen, Campanulaceen, Lobeliaceen, Cichoriaceen, u. a. beobachtet man, dass aus jeder noch so kleinen Wunde sofort ein dicker Tropfen, zuweilen sogar ein Strom (größere Euphorbiaceen) von milchartig aussehender Flüssigkeit austritt, die gewöhnlich weiß wie thierische Milch, seltener gelb (Chelidonium) oder rothgelb (Bocconia) gefärbt ist, deren Ausfluss jedoch sehr bald nach der Verwundung wieder aufhört. Diese milchähnliche Flüssigkeit (der Milchsaft) ist, wie nachher noch genauer angegeben werden soll, in engen, gewöhnlich vielfach verzweigten oder anastomosirenden Röhren, den Milchröhren, enthalten, welche die betreffenden Pflanzen in allen ihren Organen (zuweilen vielleicht mit Ausschluss der Wurzeln) in der Art durchziehen, dass jeder noch so unbedeutende Einstich oder Schnitt einige derselben öffnet und den Ausfluss der Milch bewirkt. Der Milchsaft selbst besteht aus zwei Hauptbestandtheilen: einer wässerigen Flüssigkeit und darin suspendirten, meist äußerst kleinen Körnchen oder Tröpfchen, welche eben wie in der thierischen Milch das opake, milchartige Aussehen bedingen. In der wässerigen Flüssigkeit sind, außer den mineralischen Salzen, welche in allen Säften der Pflanzen vorkommen, gewöhnlich auch kleinere Quantitäten von Zucker, Gummi, Stärke, eiweißartigen Substanzen und, je nach Umständen, eigenthümliche Alkaloide oder Pflanzensäuren und deren Salze aufgelöst. Noch unbekannt sind die Stoffe, welche es bewirken, dass der aus der Pflanze abgezapfte Milchsaft durch bloße Berührung mit der Luft, mit Wasser, Alkohol, Äther, Säuren, flockige Gerinnsel bildet, welche sich mehr oder weniger zusammenballen und von der wässerigen Flüssigkeit absondern. — Die in der letzteren suspendirten kleinen Körperchen, welche die Opacität und Trübung des Saftes verursachen, erscheinen bei starker Vergrößerung als runde, oft kaum messbar große, zuweilen jedoch auch beträchtlichere Körperchen, die im letzteren Fall, zumal bei den ficusartigen Pflanzen, eine concentrische Schichtung erkennen lassen, dabei aber weich und klebrig sind; überhaupt zeigen diese emulgirten Substanzen die Neigung, in dem aus der Pflanze abgezapften Milchsaft unter sich zu cohäriren und so zusammenhängende Massen darzustellen, welche nach dem Verdunsten des wässerigen Bestandtheiles als dichte, schmierige Stoffgemenge wie das Opium, als brüchige Harze, wie das Euphorbium, oder endlich als elastisches Kautschuk oder Federharz sich zu erkennen geben. In diesen ausgetrockneten Milchsäften findet man außerdem kleine Mengen von Wachs und Fett. Das wichtigste Produkt der Milchröhren dürfte neben dem morphiumhaltigen Opium von Papaver somniferum der Kautschuk sein, welcher

ganz vorwiegend von einer Abtheilung baumartiger brasilianischer Euphorbiaceen (Hevea), indischen Ficusarten und nebenbei von Apocyneen und einigen Asclepiadeen gewonnen wird. Die medicinische Verwendung einer größeren Anzahl von eingetrockneten Milchsäften zeigt, dass in denselben neben den vorherrschenden bereits genannten Substanzen kleinere Quantitäten narkotisch wirkender Alkaloide oder anderer eigenthümlicher Stoffe enthalten sind. Von besonderem Interesse dürfte für die Pflanzenphysiologie das Vorkommen fermentartiger Körper sein, unter denen außer dem peptonisirenden Ferment in Ficus Carica besonders das im Milchsaft von Carica papaya enthaltene Papayotin bekannt ist, und nach neuesten Untersuchungen ist es nicht unwahrscheinlich, dass Fermente vielleicht in vielen oder in den meisten Milchsäften verbreitet sind.

Es scheint, dass die Milchröhren, wo sie überhaupt vorkommen, eine ähnliche Rolle spielen wie die Blutgefäße und speciell die Venen der Thiere. Sie enthalten einerseits Substanzen, welche bei dem Wachsthum unmittelbare Verwendung finden, andererseits Sekrete und Exkrete, welche sich in ihnen ohne weitere Verwendung ansammeln, und wenn sie Fermente enthalten, wird ihre physiologische Bedeutung dadurch noch gesteigert werden. Von ganz besonderem Interesse ist in dieser Beziehung auch das Vorkommen von Stärkekörnern im Milchsaft zahlreicher Euphorbiaceen, da wir von diesen wissen, dass sie nach ihrer Auflösung und durch weitere chemische Metamorphosen bedingt im Stoffwechsel der Pflanze die wichtigste Rolle spielen. Wie aber das Vorkommen der Milchröhren selbst ein in hohem Grade wechselndes selbst innerhalb enger Verwandtschaftskreise ist, so erscheint auch die chemische Zusammensetzung als eine von Species zu Species, von Gattung zu Gattung und innerhalb der betreffenden Familien selbst als eine im höchsten Grade wechselnde: die genannnten, im Milchsaft enthaltenen Stoffe können bald fehlen, bald vorhanden sein, der eine oder der andere von ihnen vorherrschen oder bis zu einem Minimum zurücktreten.

Die Milchröhren selbst sind immer so eng, dass sie auf einem Querschnitt des Organes niemals mit unbewaffnetem Auge gesehen werden können. Die mikroskopische Betrachtung aber zeigt, dass sie in derselben Pflanze von sehr verschiedener Dicke sein können, dass in den Wurzeln, Sprossaxen und Blattnerven dickere Röhren verlaufen, von denen aus dünnere und dünnste entspringen. Die Wandsubstanz der Röhren besteht immer aus weichem, zuweilen quellungsfähigem Zellstoff; niemals sind dieselben verholzt, verkorkt oder sonstwie durch Infiltration wesentlich verändert. Als eines der hervorragendsten Merkmale der Milchröhren ist zu beachten ihre innerhalb der ganzen Pflanze oder doch auf weite Regionen hin stattfindende Continuität, die ohne Weiteres, wenn auch nicht in jedem Punkte, streng mit dem Adersystem eines Thieres verglichen werden kann. Diese Continuität ist auch die Ursache, dass aus einer kleinen, verletzten

Stelle des Pflanzenkörpers trotz des geringen Durchmessers der Milchröhren eine verhältnissmäßig beträchtliche Quantität des Saftes ausfließen kann: die Wand der Milchröhren steht nämlich unter allseitig hohem Druck, der durch die Turgescenz oder Schwellung der umgebenden Gewebeformen bewirkt wird; bei Verletzung irgend einer Röhre wird daher der Saft auch von entfernten Stellen der Milchröhren nach der Öffnung hingepresst.

Ihrer Entstehung und Form nach sind zwei Arten von Milchröhren zu unterscheiden: die gegliederten und die ungegliederten.

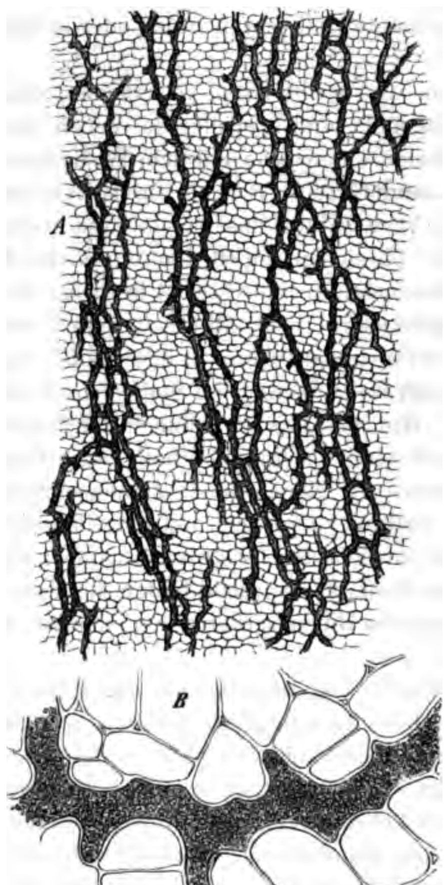


Fig. 176. *A* Tangentialer Längsschnitt durch die secundäre Rinde der Wurzel von Scorzonera hispanica; im parenchymatischen Gewebe verlaufen zahlreiche, seitlich unter sich anastomosirende Milchsaftgefäße. — *B* ein kleines Stück eines Milchsaftgefäßes mit den angrenzenden Parenchymzellen stärker vergrößert.

Die **gegliederten** Milchröhren, welche bei den Cichoriaceen (ganz besonders schön in der Rinde der Schwarzwurzel), bei den Papaveraceen, Campanulaceen u. a. vorkommen, entstehen im Embryo und im embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte dadurch, dass in besonderen Zellenreihen, die sich schon vorher durch die Eigenartigkeit ihres Inhaltes auszeichnen, die Querwände gänzlich, in selteneren Fällen zum Theil (Chelidonium) resorbirt werden, so also dass eine wirkliche Gefäßbildung stattfindet, wobei zugleich in manchen Fällen seitliche Anastomosen sich bilden, indem die Glieder dieser Gefäße Ausstülpungen zwischen die benachbarten Gewebezellen entsenden, welche blind endigen oder mit anderen derartigen Ausstülpungen sich in offene Verbindung setzen [2]), so dass die Milchröhren ein netzartiges System bilden, welches immer bis in die jüngsten Blätter und Vegetationspunkte hinaufreicht. Findet bei derartigen Pflanzen ein nachträgliches Dickenwachsthum statt, so können aus dem Cambium nach und nach als Elemente der secundären Rinde zwischen den früher genannten Bestandtheilen der letzteren vereinzelte oder schichtenweise gelagerte

Milchröhren entstehen (letztere besonders reichlich in den Wurzeln von **Taraxacum** officinale).

Die **ungegliederten** Milchröhren, welche bis jetzt nur bei den Euphorbiaceen, Asclepiadeen und ficusartigen Pflanzen (Moraceen) bekannt sind, entstehen in ganz anderer Art. SCHMALHAUSEN zeigte vor einigen Jahren, dass im jungen Embryo dieser Pflanzen an der Stelle, wo die Cotyledonen aus der Keimaxe entspringen, einige wenige (4—6) durch ihren Inhalt kenntliche Zellen vorhanden sind, welche bei der weiteren Entwicklung des Embryos Ausstülpungen in die Wurzel sowohl wie in den Keimspross (Axe und Blätter desselben) austreiben. Diese vielfach verzweigten Schläuche nun dringen bis in die Vegetationspunkte der Wurzeln und Sprosse ein, wachsen mit diesen beständig fort, verzweigen sich mit den aus den Vegetationspunkten entspringenden Organen, ebenso wie in den Sprossaxen selbst, so dass also bei einer kräftig herangewachsenen derartigen Pflanze das ganze System der ungegliederten Milchröhren aus einigen wenigen aber tausendfältig verzweigten und sehr langen Schläuchen, die ursprünglich einfache Zellen waren, besteht. Stellt man sich vor, dass es durch irgend ein Mittel gelänge, alle übrigen Gewebemassen einer solchen Pflanze, einer großen Euphorbie oder Asclepias, zu zerstören, so würde man die Gesammtform der Pflanze doch noch übrig behalten in Gestalt feiner und feinster Fäden, welche die Auszweigungen der ursprünglichen Milchzellen darstellen, ebenso wie das injicirte Adersystem eines Wirbelthieres nach Entfernung aller übrigen Gewebemassen noch die Gesammtorganisation des Körpers

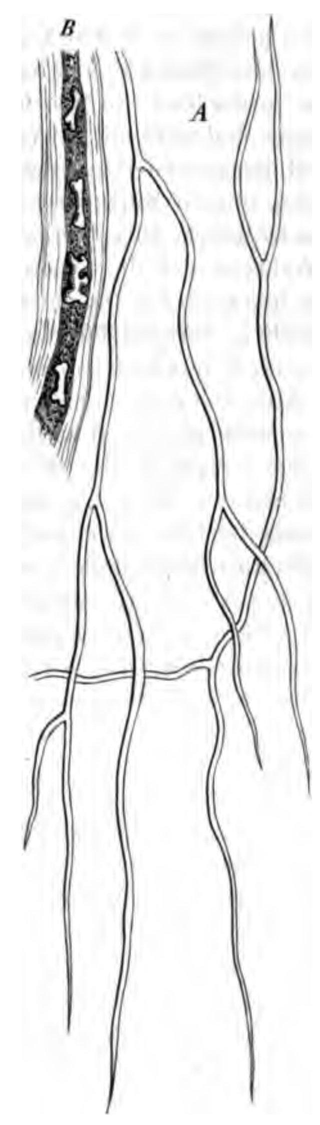


Fig. 177. Milchzellen (ungegliederte Milchröhren) von Euphorbia splendens, aus einem Sprossende nach Fäulniss desselben freipräparirt; *A* Verzweigungen, blind endigend; *B* ein Stück stärker vergrößert, mit einigen »knochenförmigen« Stärkekörnern.

erkennen lässt. Gleich den gegliederten Milchröhren können auch diese ungegliederten ihre Auszweigungen von der Rinde her quer durch die Gefäßbündel und das secundäre Holz in das Mark hineinsenden, in welchem sie sich überall oder vorwiegend im äußeren Theil verzweigen. Durch Maceration gelingt es in den Vegetationspunkten und in Blättern die Endigungen ihrer Zweige frei zu legen und sich davon zu überzeugen, dass man es hier in der That mit den fortwachsenden freien Enden selbstständiger Schläuche und nicht mit der Verschmelzung ursprünglich getrennter Zellen, wie bei den gegliederten Milchröhren, zu thun hat. — Die Wandungen der dickeren, älteren Milchröhrenstämme, zumal der Euphorbien, können eine sehr beträchtliche Dicke erreichen.

Während sich die feineren Auszweigungen beider Arten von Milchröhren innerhalb der Organe zwischen die verschiedensten Gewebeformen einschieben, herrscht für die Hauptstämme der Röhren die Neigung vor, sich an die Gefäßbündel anzulegen, diese zu begleiten und vorwiegend den Siebröhren sich nahe zu halten oder dieselben sogar zu vertreten, was besonders dann auffallend wird, wenn in der secundären Rinde die aus dem Cambium entspringenden Milchröhren um so zahlreicher werden, je mehr die Siebröhren abnehmen oder umgekehrt. (Papaver Rhoeas, Argemone mexicana, Chelidonium majus, Glaucium luteum nach de Bary).

Die Milchröhren enthalten, wie erwähnt, zwei wesentlich verschiedene Gruppen von Stoffen, nämlich solche, welche bei dem Stoffwechsel noch weiter verbraucht werden (Eiweißsubstanzen, Kohlenhydrate, Fette, Fermente) und solche, die wir als für den Stoffwechsel unbrauchbare Ausscheidungen betrachten müssen (Harze, Gummi, Kautschuk, Alkaloide u. s. w.); in den nunmehr zu betrachtenden

Sekretbehältern,

welche eigentlich besser den Namen von Exkretionsorganen führen sollten, werden dagegen ausschließlich solche Stoffe abgelagert, welche im Stoffwechsel der lebenden Pflanze keine weitere Verwendung mehr finden, was mit Bestimmtheit daraus geschlossen werden darf, dass diese Stoffe, wenn sie einmal in einem bestimmten Behälter entstanden sind, in demselben verbleiben, ohne jemals wieder aufgelöst und zu Zwecken des Wachsthums verwendet zu werden. Es ist damit nicht gesagt, dass diese Substanzen, welche bei dem Stoffwechsel als Nebenprodukte ähnlich wie die Abfälle in einer chemischen Fabrik entstehen, für die Pflanzen völlig nutzlos seien; sie können vielmehr je nach Umständen in diesem oder jenem Sinne für das Wohlbefinden der betreffenden Pflanze von Nutzen sein, was besonders deutlich bei manchen später zu beschreibenden Hautdrüsen der Fall ist. Nur das soll hier betont werden, dass sich die genannten Stoffe an dem mit dem Wachsthum verknüpften Ernährungsprocess und Stoffwechsel nicht weiter betheiligen. Da nun derartige Stoffe, wie erwähnt, auch in den

Milchröhren sich ansammeln und dem Saftaustausch entzogen werden, so ist es verständlich, dass mit wenigen Ausnahmen die mit Milchröhren versehenen Pflanzen keine von den hier zu beschreibenden Sekretbehältern besitzen und dass umgekehrt das Vorhandensein der letzteren die Gegenwart von Milchröhren gewöhnlich ausschließt (DE BARY).

Die in den Sekretbehältern angesammelten Auswurfstoffe sind in chemischer Hinsicht von sehr verschiedener Natur: überaus häufig, besonders bei den phanerogamen Pflanzen, findet man Calciumoxalat in Form von schön ausgebildeten Krystallen oder krystallinischen Körnchen. Schon mehr auf einzelne Ordnungen und Familien beschränkt finden sich Harz und ätherische Öle, beide gewöhnlich zu einem sogenannten Balsam vereinigt, ferner im Wasser aufquellende Schleime und verschiedene Gummiarten, welche, wenn sie mit Harzen und ätherischen Ölen zugleich und im Wasser Emulsionen bildend in den Sekretbehältern vorkommen, milchsaftähnliche Produkte darstellen, aus deren Vorhandensein also auf Milchröhren im engeren Sinne noch nicht geschlossen werden darf, obgleich andrerseits eine scharfe Grenze zwischen gegliederten Milchröhren und reihenweise angeordneten Sekretschläuchen kaum existiren dürfte. Sehr verbreitet sind ferner gewisse Gerbstoffe, häufig gemengt mit einem rothen Farbstoff, die sich in besonderen vereinzelten Zellen oder in Zellenreihen vorfinden, ohne jemals wieder in den Stoffwechsel hineingezogen zu werden, die daher als Exkrete zu betrachten sind, wogegen in anderen Fällen (z. B. Keimsprosse der Eiche) Gerbstoffe von anderer Art sich durch ihr Entstehen und Verschwinden, durch ihr Verhalten bei dem Wachsthum als besondere Formen von Reservestoffen zu erkennen geben, welche im Stoffwechsel weitere Verwendung finden, also von unserer jetzigen Betrachtung auszuschließen sind. Übrigens wäre es vergebliche Mühe, nach der chemischen Natur der Exkrete eine durchgreifende Klassifikation der Sekretionsorgane vornehmen zu wollen und ebensowenig würde eine rein histologische Klassifikation zu einem genügenden Resultate führen. Wir halten uns bei der folgenden Betrachtung daher vorwiegend an den Gesammteindruck der betreffenden Organe, ohne überhaupt eine strenge Sichtung nach diesem oder jenem Gesichtspunkt zu versuchen. Doch mag im Voraus noch erwähnt werden, dass die Sekretbehälter[3]) in anatomischer Beziehung die allergrößte Mannigfaltigkeit darbieten: sehr häufig sind es vereinzelt im Gewebe liegende Zellen, welche Calciumoxalat, Schleim, Harz, Gerbstoff u. s. w. enthalten; oder derartige Zellen sind in lange Reihen angeordnet, die dann gewöhnlich den Gefäßbündeln folgen oder im Weichbaste derselben liegen; oder die Sekretbehälter sind Intercellularräume, welche von den sie begrenzenden Zellen her mit dem Sekret erfüllt werden, und diese Intercellularräume können entweder lange, mehr oder minder enge Kanäle darstellen oder rundliche und längliche Säcke bilden; oder reihenweise angeordnete, in anderen Fällen wieder nesterbildende rundliche Zellengruppen werden

desorganisirt und der dadurch entstandene Hohlraum (nach DE BARY ein lysigener Intercellularraum) bleibt mit den Zersetzungsprodukten der betreffenden Zellen erfüllt; endlich können in der Scheidewand benachbarter Zellen oder selbst zwischen Cuticula und eigentlicher Zellwand bei Epidermis und Haargebilden Sekrete entstehen, wie es bei den zahlreichen Hautdrüsen häufig bei den Phanerogamen geschieht.

Auf die physiologische Bedeutung der Sekretbehälter ebenso wie der Milchröhren wirft die Thatsache Licht, dass sie mit seltenen Ausnahmen schon in frühester Jugend der Organe bei dem Anfang der Differenzirung ihres embryonalen Gewebes aufzutreten pflegen, also schon angelegt oder ausgebildet sind, wenn die Gewebeformen der Gefäßbündel und des Grundgewebes eben erst anfangen, ihre charakteristische Struktur zu gewinnen. Offenbar entledigt sich das in Gestaltung begriffene Gewebe bei seiner Ernährung gewisser Zersetzungsprodukte schon frühzeitig, die dann eben in den Sekretbehältern als solche ohne weitere Benutzung liegen bleiben, und auch hier macht sich die höhere Organisationsstufe der Sprosse im Vergleich zu den Wurzeln dadurch geltend, dass nicht selten Sekretbehälter, welche in den Sprossaxen und Blättern auftreten, den Wurzeln fehlen oder in ihnen schwächer ausgebildet sind, wogegen dieselben besonders reichlich in den Blüthensprossen der Phanerogamen aufzutreten pflegen. Verhältnissmäßig selten unter den Phanerogamen sind solche Familien, welche gar keine Sekretbehälter besitzen, wie die Gramineen und Cyperaceen, Cruciferen, Ranunculaceen und Taxus unter den sonst sekretreichen Coniferen.

Ich gehe nun zu einer etwas ausführlicheren Charakteristik der wichtigsten Formen von Sekretbehältern über, wobei ich mich jedoch auch hier wieder auf die gewöhnlichsten Vorkommnisse beschränke.

Die verbreitetsten aller Sekretbehälter sind die **Krystallschläuche**, in welchen das Calciumoxalat als Auswurfstoff abgelagert wird. Seltener geschieht dies, wie bei vielen Solaneen, manchen Amarantusarten, im Mark von Sambucus nigra und anderen Fällen, in Form von äußerst kleinen krystallinischen Partikeln, welche in unzähliger Menge in vereinzelten Zellen abgelagert werden nnd diese ganz erfüllen (DE BARY). Häufiger erscheint der oxalsaure Kalk in Form sehr dünner, beiderseits zugespitzter Nadeln, welche parallel neben einander liegend sogenannte Rhaphidenbündel darstellen und oft den ganzen Raum langgestreckter Krystallschläuche erfüllen, was besonders bei vielen Monocotylen (Aroideen, Liliaceen), aber auch bei manchen Dicotylen (Weinstock und Verwandte, Zimmtrinde, Impatiens u. a.) zu beobachten ist; bei vielen Monocotylen (Alliumarten, Irideen, Amaryllideen) und bei der großen Mehrzahl der Dicotylen (besonders reichlich und schön ausgebildet in der Stammrinde von Guajacum officinale) erscheint das Calciumoxalat in Form einzelner, allseitig wohl ausgebildeter Krystalle, welche als einfache Individuen oder als Zwillinge oder als sogenannte Drusen in den Zellen enthalten sind. Die große Mannigfaltigkeit der Formen,

in denen dieses Salz auftritt, erklärt sich zum Theil daraus, dass es je nach der Geschwindigkeit seiner Ausscheidung entweder mit zwei Molekülen Krystallwasser im klinorrhombischen System oder mit sechs Molekülen Krystallwasser im quadratischen System krystallisirt. Die in der Pflanze viel häufigeren klinorrhombischen Formen werden auf die Grundform des Hendyoeders zurückgeführt und bilden Säulen, Tafeln, Zwillinge mit Kantenabstumpfungen der mannigfaltigsten Art, auch gehören wahrscheinlich die Rhaphiden hierher. Die Stammform des im quadratischen Systeme krystallisirten Calciumoxalates ist das Quadratoctaeder, dessen Hauptaxe zuweilen äußerst kurz ist, so dass die Krystalle die Form eines Briefcouvertes annehmen, in anderen Fällen treten Combinationen der quadratischen Säule mit der betreffenden Pyramide auf u. s. w.[4]). — Gewöhnlich enthalten die krystallführenden Schläuche eine schleimige Substanz: ist die Krystallmasse voluminös, so tritt jene mehr zurück; in manchen Fällen dagegen (Orchisknollen) ist die Zelle vorwiegend mit Schleim erfüllt und enthält nur eine kleine Krystallgruppe. Wo die Oxalatkrystalle als wohlausgebildete Individuen oder Drusen auftreten, stehen sie nicht selten im Zusammenhang mit der Zellwand, sind in Zellstoffbalken oder in die Zellwand selbst eingebettet (Mark von Kerria, Ricinus, im Gefäßbündel des Blattstieles verschiedener Aroideen, Blattparenchym von Hoya carnosa, Blätter von Citrus, Rinde von Salix, Populus, Celtis, Fagus u. a.) oder eine solche Beziehung ist wenigstens in anderen Fällen nicht unwahrscheinlich. Aber auch ganz kleine, in ihrer Form nicht mehr deutlich kenntliche, durch polarisirtes Licht aber nachweisbare Krystalle von Calciumoxalat finden sich zuweilen in verdickten Zellenwänden eingelagert, besonders häufig im Bast der Coniferen und bei einigen Dicotylen (Blätter von Sedum, Mesembryanthemum). Unter den Gymnospermen bietet die auch sonst so überaus merkwürdige Welwitschia mirabilis den Fall dar, dass Tausende wohl ausgebildeter Oxalatkrystalle in der sehr dicken Wandsubstanz sklerenchymatischer Fasern (Fig. 178) enthalten sind.


Fig. 178. Eine halbe Sklerenchymzelle von Welwitschia mirabilis, mit sehr zahlreichen, in die äußere Schicht der sehr dicken Wandung eingelagerten Krystallen von oxalsaurem Kalk.

Was die Quantität des oxalsauren Kalkes anbetrifft, so kann dieselbe zuweilen eine erstaunliche Höhe erreichen: nach SCHLEIDEN enthält die trockene Substanz von Cereus senilis über 85% ihres Gewichtes davon; reichlich ist diese Substanz auch im Parenchym der Laubblätter gewöhnlich vorhanden, ebenso in der secundären Rinde und im Mark dicotyler Holzgewächse, auch in den Markstrahlen zuweilen (Camellia, Vitis). Zuweilen aber fehlen die Krystalle gänzlich, wie bei den Equiseten, den meisten Farnen und Gräsern und selbst in solchen Familien der Phanerogamen, die sonst reich an Calciumoxalat sind, vermisst man bei einzelnen Arten dasselbe, so z. B. bei Petunia nyctaginiflora unter den Solaneen, bei Tulipa silvestris, Lilium martagon und candidum unter den sonst oxalatreichen Liliaceen (DE BARY). — Betreffs ihrer Vertheilung im Gewebe ist hervorzuheben die besondere Häufigkeit der Oxalatkrystalle in Zellenreihen, welche die Gefäßbündel begleiten oder in der secundären Rinde verlaufen und andrerseits in Gruppen oder Reihen, welche unter der Epidermis liegen. Besonders ausgezeichnet sind viele Monocotylen durch die reihenweise angeordneten, schleimhaltigen Rhaphidenschläuche von beträchtlicher Größe in Laubstengeln, Blättern und Zwiebelschuppen, so bei den Commelyneen, den Amaryllideen und Palmen. — Bei vielen Krustenflechten und in geringerem Maße bei manchen anderen Pilzen wird Calciumoxalat in großer Masse und zwar außerhalb der Zellen abgeschieden. Wenn oxalsaurer Kalk zuweilen in lebenskräftigen, protoplasmareichen, selbst chlorophyllhaltigen Zellen in Form kleiner Krystalle im Protoplasma schwimmend angetroffen wird, so ändert dies nichts an der Bedeutung desselben als eines nutzlosen Sekretes, da selbstverständlich auch in lebenskräftigen Zellen z. B. in protoplasmareichen Haaren eine solche Ausscheidung erfolgen kann, ohne dass dadurch das Leben der Zelle selbst gefährdet wird.

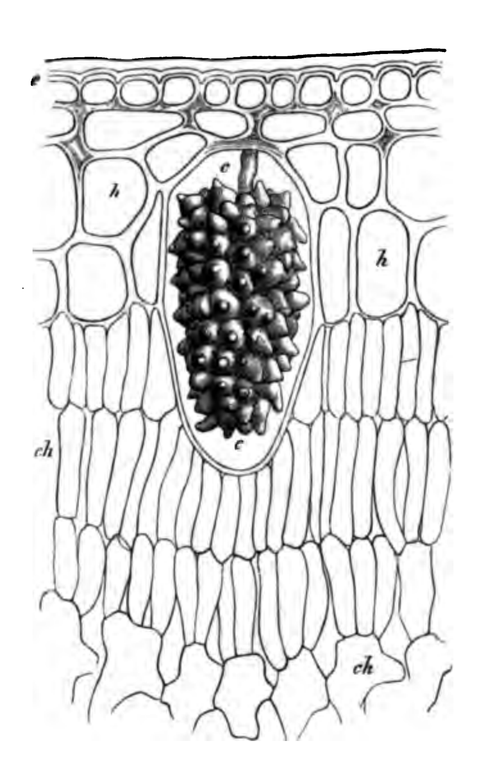


Fig. 179. Cystolith *c c* in einer Zelle des Hypoderms *h* der Blattoberseite von Ficus elastica, *e* die Epidermis; *ch* das chlorophyllhaltige Blattgewebe.

Im Gegensatz zu dem überaus häufigen Vorkommen des Calciumoxalates erscheint die Ausscheidung von Calciumcarbonat in festen Massen als eine

heit. Unter den Phanerogamen sind es besonders zwei Familien, die
ceen im weiteren Sinne und die Acanthaceen, welche durch das Vor-
en sogenannter Cystolithen ausgezeichnet sind, bei der ersten Familie
ı Hautsystem gebunden, bei der anderen auch im Innern des Grund-
›es. Man bezeichnet als Cystolithen massive, oft traubenartig aus-
de Körper, welche mit einem dünnen, kurzen Stiel der Wand der-
n Zelle ansitzen, in welcher sie enthalten sind. Die Substanz dieses
rs besteht selbst aus Zellstoff, der aber mit einer großen Masse äußerst
Körnchen kohlensauren Kalkes durchlagert ist, so dass das Ganze eine
ıarte Masse darstellt, aus welcher durch schwache Säuren das Kalksalz
Kohlensäureentwicklung aufgelöst wird. Auch unter den niederen
ogamen finden sich Fälle von Verkalkung, d. h. Einlagerung von Cal-
arbonat in die Substanz der Zellwände, so zwar dass die ganze Pflanze
ıart erscheint, wie z. B. bei den Corallineen, Melobesiaceen unter den
leen und selbst bei einzelnen Arten von Halymeda so wie bei Aceta-
ia unter den Siphoneen (Coeloblasten).

Venden wir uns nun zu den Sekretbehältern, deren Inhalt aus
sigkeiten besteht, so finden wir die letzteren als gummihaltigen
im, als milchsaftähnliche Emulsionen, welche auch häufig bei Verwun-
n reichlich ausfließen, als Gerbstofflösungen, Balsame u. dgl. Wir
ı hier auf Gewebebildungen, welche in dem einen Extrem sich fast
telbar an die gegliederten Milchröhren anschließen, wie bei den so-
nten gerbstoffführenden Milchsaftgefäßen vieler Aroideen und Musa-
während das andere Extrem in dem Vorhandensein rundlicher, vom
)enden Parenchym kaum verschiedener, in beliebiger Weise vereinzelt
gruppirt angeordneter Zellen sich kundgiebt, in denen die genannten
, meist gemischt, enthalten sind. Wir können diese Gebilde unter
Namen **Sekretschläuche** zusammenfassen und in specielleren Fällen
on Gummischläuchen, Harzschläuchen, Milchsaftschläuchen, Gerbstoff-
ıchen u. s. w. reden, indem man jedesmal den besonders charakteristi-
Bestandtheil des Inhaltes hervorhebt. Abgesehen von den erwähnten,
Natur nach noch einigermaßen zweifelhaften Milchgefäßen der Aroi-
und Musaarten finden sich in den verschiedensten Abtheilungen der
otylen, Dicotylen und mancher Farne Sekretschläuche, welche aus
ıweise übereinander stehenden, mehr oder minder langen, oft sehr
ı, röhrenförmigen, dünnwandigen Zellen gebildet sind und die Gefäß-
l auf der Außenseite oder im Umfang des Markes begleiten, auch
wie die gerbstoffhaltigen Schlauchreihen in Phaseolus im Weichbast
efäßbündels selbst verlaufen. Zu den merkwürdigsten, hierher ge-
n Formen sind die in den Internodien von Sambucus nigra sowohl in
inde wie im Umfang des Markes verlaufenden gerbstoffreichen
ıche zu rechnen, welche, wie nach DE BARY nicht unwahrscheinlich
e ganze Länge eines Internodiums bis zu 20 cm erreichen können und

zugleich durch ihre Weite (0,1 mm und mehr) auffallen. Auch die in den Laucharten, besonders in den Zwiebelschalen von Allium Cepa, fistulosum u. a. vorkommenden sogenannten Schlauchgefäße verdienen besondere Erwähnung; sie bestehen, ziemlich nahe unter der Epidermis hinlaufend aus reihenförmig angeordneten, ziemlich weiten Schläuchen, welche an ihren Enden mit breiten getüpfelten Querwänden einander aufsitzen und einen körnigen, gerinnbaren Milchsaft enthalten, welcher, wenn man eine Zwiebel an der Basis quer durchschneidet, in ziemlich reichlicher Menge herausfließt. Ähnlich sind die irrthümlich so genannten Milchsaftgefäße der Ahornarten, besonders deutlich bei Acer platanoides, beschaffen, welche an der Grenze zwischen dem Siebtheil des Gefäßbündels und des dasselbe begleitenden Sklerenchymfaserstranges hinziehen. Die zum Theil in der Medicin verwendeten Harze der Convolvulaceen, z. B. das Scammonium aus der Wurzel von Convolvulus Scammonium, das Jalapenharz aus der Wurzel von Ipomaea purga u. a. werden ganz ähnlich wie die eingetrockneten Milchsäfte des Droguenhandels durch bloßes Eintrocknen des in Form von Milchsaft ausfließenden Inhaltes von reihenförmig angeordneten, mehr oder minder langen Sekretschläuchen dieser Pflanzen gewonnen. Gleich den echten Milchröhren können auch die erwähnten Schlauchreihen im secundären, aus der Thätigkeit eines Cambiumringes entstandenen Gewebe in immer steigender Anzahl nachgebildet werden. Dasselbe gilt von den kurzen Harz- und Gummiharzschläuchen, welche sich in der Rinde vereinzelt oder in kleinen Gruppen, durch stark lichtbrechenden Inhalt und zuweilen durch beträchtliche Größe ausgezeichnet bei den ingwerartigen Pflanzen, dem Calmus (Acorus), bei Piperaceen, bei Laurineen und Magnoliaceen, auch manchen Euphorbiaceen (Cascarillarinde) und Aristolochien vorfinden. — An diese Formen schließen sich sodann die schleimführenden Schläuche im Parenchym der Malvaceen, Tiliaceen, Laurineen, Ulmen, Cactusarten, in den Orchisknollen und in der Rinde der Edeltannen an. Sie sind gewöhnlich durch beträchtlichere Größe vor den Zellen des umgebenden Parenchyms ausgezeichnet und mit einem gummiähnlichen, in Wasser sich vertheilenden Schleim angefüllt. Dieser letztere ist in der Mehrzahl der Fälle nach de Bary weiter nichts als stark gequollener, das Lumen der Zelle aus-

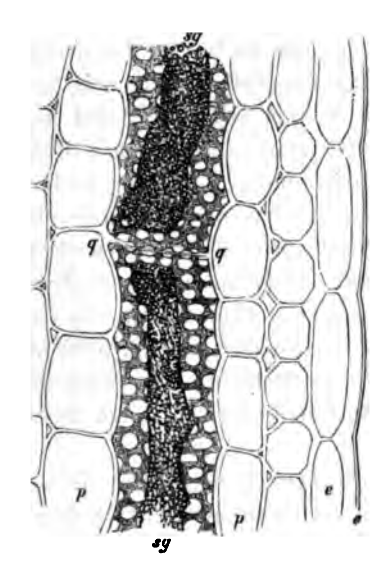


Fig. 180. Längsschnitt durch die Zwiebelschale von Allium Cepa; *e* die Epidermis, *c* Cuticula; *p* Parenchym; *sg* der in Kalilösung geronnene Milchsaft des Schlauchgefäßes, dessen Querwand bei *q q*; die Längswand zeigt Tüpfelbildung, sie trennt das hier sichtbare Schlauchgefäß von einem dahinter liegenden.

füllender Zellstoff, durch Veränderung der betreffenden Zellwand entstanden und zum Theil noch die Schichtung und Tüpfelung derselben zeigend. Der Schleim in den Orchisknollen (Salep) entsteht jedoch nach FRANK im Innern des Protoplasmas in Form einer Vakuole, welche neben einem kleinen Rhaphidenbündel heranwachsend den übrigen Inhalt verdrängt. Wenn wie bei Althaea rosea derartige Schleimzellen besonders in Gruppen vereinigt gänzlich desorganisirt werden, so entstehen im Parenchym Lücken von verschiedener Gestalt und Größe, mit diesem durchsichtigen Schleim erfüllt. Von den Fällen eigentlicher Gummosis, wo größere Gewebegruppen in älteren Organen sich in Bassorin und andere Gummiarten verwandeln (Kirschgummi, Tragant u. ähnl.), unterscheiden sich derartige Gummibehälter dadurch, dass sie schon bei beginnender Gewebedifferenzirung in den jüngsten Organen ihre charakteristische Beschaffenheit annehmen. Weiter zu erwähnen sind die Gerbstoffzellen zahlreicher Pflanzen: vereinzelte, sonst kaum irgendwie ausgezeichnete Parenchymzellen, welche mit einer dichten Gerbstofflösung, häufig von einem rothen Farbstoff begleitet, ausgefüllt sind; sie finden sich in besonders exquisiten Formen in der Rinde des Keimstengels von Ricinus und vieler anderer keimender Holzpflanzen, wo sie entweder direkt durch die rothe Färbung oder durch die Tintenbildung bei Zusatz von Eisenlösungen dem Mikroskopiker auffallen.

Eine durch ihr anatomisches Verhalten besonders charakterisirte Abtheilung der Sekretbehälter sind die **Harzgänge** und **Gummigänge**,

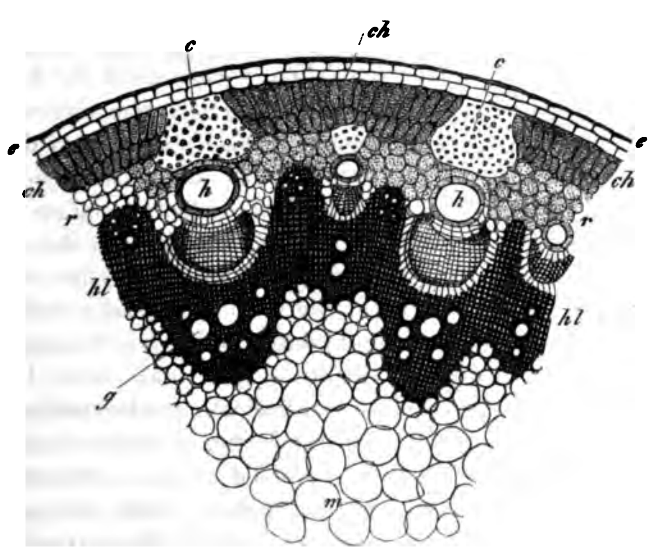


Fig. 151. Theil des Stammquerschnittes von Foeniculum officinale (Fenchel) schwach vergrößert. — e die Epidermis, ch grünes, r farbloses Rindenparenchym; c c Collenchymbündel; h h Harzgänge; hl Holz, g Gefäße; m Mark.

welche durch das Auseinanderweichen der Wände benachbarter Zellenreihen entstehen, also sekretführende Intercellulargänge darstellen. Bei den

Cycadeen, manchen Lycopodien, Marattiaceen, Cannaarten, Opuntien, Arali ceen enthalten dieselben Gummischleim, bei den Coniferen (mit Ausnahm von Taxus) ein Gemenge von ätherischem Öl mit Harz (Balsam), dessgleiche auch bei den Terebinthaceen, Umbelliferen und denjenigen Composite welche keine Milchröhren besitzen. Gewöhnlich sind diese intercellular Kanäle langgestreckt und durchziehen nicht selten die ganze Pflanze in a ihren Organen oder sie fehlen etwa den Wurzeln, sind aber desto reicl licher sowohl in der primären wie secundären Rinde der Sprossaxen vo handen, ohne den Laubblättern zu fehlen. Ihre Länge und wahrscheinli auch gelegentlich seitlichen Communikationen erklären es, dass harzbilden Bäume aus örtlichen Verwundungen nach und nach große Quantitäten v Balsam ausfließen lassen, der dann an der Luft gewöhnlich zu teigigen Har massen erstarrt (Harze der Coniferen, speciell Sandarac, Mastix von Pistac terebinthus abstammend u. a.). In wieder anderen Fällen wie bei den Ali maceen, Butomeen und Aroideen unter den Monocotylen, den Clusiacee Mamillariaarten und Umbelliferen unter den Dicotylen enthalten derartig intercellulare Gänge milchsaftähnliche Emulsionen harzartiger und gumm ähnlicher Substanzen (de Bary). Zuweilen bilden diese sekretführende Intercellularräume nur kurze Lücken im Gewebe wie in den kleinen Blätte der Cupressineen und in manchen Samenschalen derselben.

Auch die sekretführenden Intercellulargänge entstehen frühzeitig b der Gewebedifferenzirung in den jungen Organen und können zumal b Holzpflanzen auch in den aus dem Cambium erzeugten secundären Geweb schichten wiederholt gebildet werden. Gewöhnlich sind es die Kanten v vier benachbarten Längsreihen von Zellen, welche durch ihr Auseinande weichen den sich sofort mit dem Sekret erfüllenden Gang erzeugen. We der letztere einen geringen Durchmesser behält, so bleiben die ihn un grenzenden Zellen entweder ungetheilt oder sie erfahren bei geringe Wachsthum nur einmalige Theilung, so dass der Sekretgang im Querschni nur von wenigen Zellen umgrenzt ist. Wächst dagegen das betreffend Organ überhaupt im Umfang, so können sich auch die in ihm verlaufende Sekretgänge beträchtlich erweitern, die sie umgrenzenden Zellen wachse entsprechend mit und werden sowohl durch radiale wie tangentiale Wänd (im Sinne des Ganges gedacht) getheilt, so zwar dass dieser letztere nu von einer doppelten, selbst mehrfachen Schicht eines besonderen Gewebe umgeben ist, dessen körniger Inhalt und zarte Wandungen dasselbe vo dem übrigen Gewebe unterscheiden (Epithel der Gänge). Besonders charak teristisch ist die Einfassung dieses Gangepithels durch eine geschlossen Scheide von Sklerenchymzellen in den Blättern der Pinusarten. — Was di Herkunft des Sekretes betrifft, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass das selbe aus dem Epithel abstammt, obwohl es durchaus nicht gewiss ist, das die charakteristischen Inhaltsstoffe des Ganges selbst schon in den Epithel zellen nachweisbar seien, ja es ist vielleicht die Vermuthung nicht ausge

schlossen, dass die Wandsubstanz des Epithels selbst durch chemische Metamorphose an der Sekretbildung sich betheiligt.

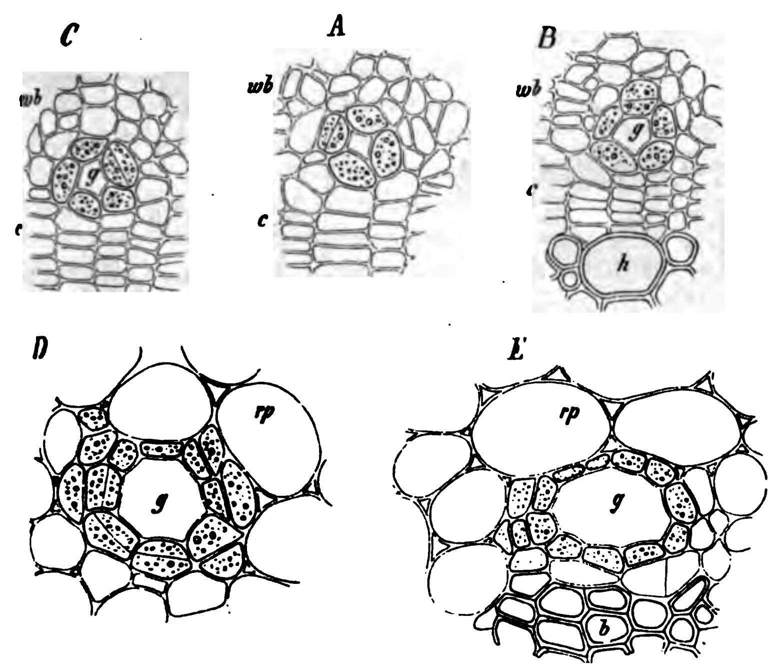


Fig. 192. Harzgänge im jungen Stamme des Epheus (Querschnitt). *A*, *B*, *C* zeigen junge Gänge (*g*) an der Grenze von Cambium *c* und Weichbast *wb* gelegen; *h* Holz. — *D* und *E* größere und ältere Gänge (*g*) an der Grenze von Bast (*b*) und Rindenparenchym (*rp*) liegend.

Früher wurden alle Sekretbehälter, sofern sie nicht aus langen Schläuchen, Schlauchreihen oder langen Intercellulargängen bestanden, unter dem Namen **Drüsen** zusammengefasst: wir wollen diesen Ausdruck, und zwar ganz willkürlich, auf eine besondere Art von Sekretbehältern, welche vorwiegend ätherische Öle und darin gelöste Harze enthalten, anwenden und zugleich zwei Abtheilungen derselben, nämlich die inneren, d. h. unter der Epidermis liegenden Drüsen einerseits und andrerseits die sogenannten Hautdrüsen, welche der Epidermis und ihren Haaren angehören, unterscheiden.

Die **inneren Drüsen** machen sich dem unbewaffneten Auge häufig als helle, durchscheinende Punkte im Gewebe der Laubblätter oder saftigen Stengel bemerklich, z. B. in den Blättern der Citronen und Orangen, vieler Hypericumarten, Lysimachiaarten; oder sie sind in Protuberanzen der Oberfläche enthalten wie bei Dictamnus Fraxinella. Ganz besonders auffallend groß und reich an ätherischen Ölen sind die inneren Drüsen in der Fruchtschale der Orangen, wo sie auf Quer- und Längsschnitten als rundliche Höhlungen erscheinen, aus denen sich durch starken Druck das leicht brennbare ätherische Öl herausspritzen läßt. Derartige Drüsen entstehen,

soweit die Untersuchungen reichen, ursprünglich aus einer einzigen Mutt zelle, welche langsam heranwachsend zahlreiche Theilungen nach all

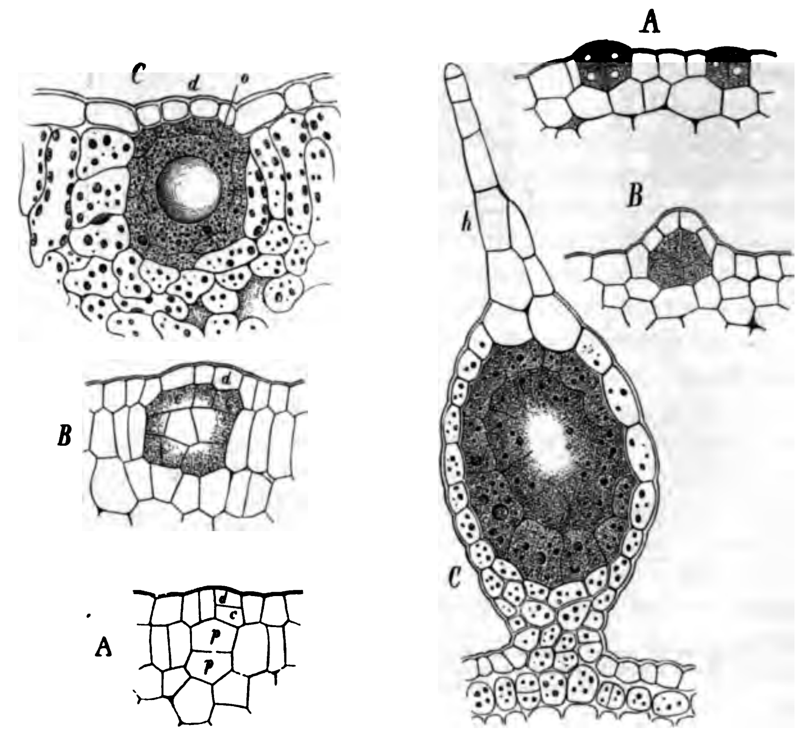


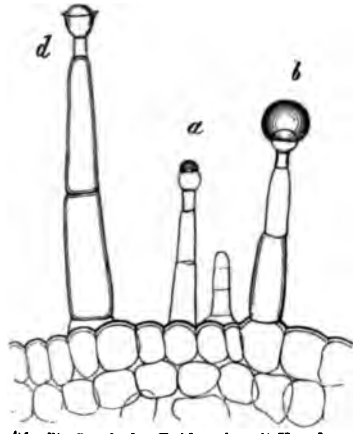
Fig. 183. Drüse der Blattoberseite von Dictamnus Fraxinella nach Rauter. — A, B frühe Entwicklungszustände, C fertige Drüse. — d die Deckschicht, die sich als Fortsetzung der Epidermis ausbildet; c und p Mutterzellen des Drüsengewebes; c ein großer Tropfen ätherischen Öls.

Fig. 184. Drüse mit Haar aus der Inflorescenz v Dictamnus Fraxinella nach Rauter. — A, B fr Entwicklungszustände; C die fertige Drüse mit d Haar auf ihrem Scheitel.

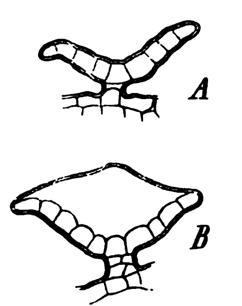
Richtungen des Raumes erleidet, so dass eine vielzellige Gewebegrup von rundlicher Form entsteht, deren Zellen später durch ein auffallend kö niges, wie es scheint, abgestorbenes Protoplasma sich auszeichnen; spät lösen sich die dünnen Zellwände in der Mitte der kugeligen Gruppe b ginnend und nach außen fortschreitend auf: es entsteht also ein rundlich Hohlraum, der zum Theil mit wässerigem Saft, zum Theil mit Tropfen äth rischen Öles oder Balsams, den Lösungsprodukten des Zellennestes, ang füllt ist. Die diese Höhlung umgebenden Gewebeschichten schließen oh Intercellularräume dicht zusammen und bilden so eine Art Wand d Sekretbehälters (sehr schön in den Blättern von Citrus). Diese Vorgän werden durch Betrachtung unserer Fig. 183 und 184 hinreichend verstän lich werden; die dadurch erläuterten Verhältnisse scheinen mit gering Abweichungen ebenso bei den inneren Drüsen der Myrtaceen, der übrig

ceen, bei Hypericum, Gossypium (Baumwollenstaude) bei Lysimachia Oxalisarten obzuwalten.

Den **Hautdrüsen**[5]) verdanken sehr zahlreiche Pflanzen, besonders aus Klasse der Dicotylen, die mehr oder minder klebrige Beschaffenheit an Oberfläche der Blätter und jüngeren Sprossaxen, die sich besonders lich zu erkennen giebt, wenn man mit den Fingern über die Oberfläche rtiger Pflanzen hinfährt; gewöhnlich ist das Sekret zugleich von star-, specifischem Geruch, ähnlich wie bei den vorhingenannten Drüsen. drüsige Beschaffenheit der Epidermis rührt in vielen Fällen von Sekreher, welche von den Epidermiszellen selbst ausgeschieden werden, beiers auffallend z. B. am Stengel unter den Blattknoten von Lychnis viscaria, an den jungen Sprossaxen der Weißbirke (Betula alba), an den Blattzähnen von Prunus und Salixarten, an kleinen Stellen auf der Unterseite der Blätter von Prunus laurocerasus u. a. Das schmierig flüssige Sekret erscheint hier an den sonst intakten, aber zuweilen durch besondere Kleinheit und Form ausgezeichneten Epidermiszellen zwischen der eigentlichen Zellwand derselben und der darauf liegenden Cuticula, welche, indem sich das Sekret vermehrt, mehr und mehr von der unterliegenden Zellwand abgehoben wird (de Bary). Ganz in derselben Weise zwischen Zellstoffwand und Cuticula tritt das balsamische Sekret an den Haardrüsen oder Drüsenhaaren hervor. Gewöhnlich sind es sogenannte Kopfhaare, d. h. aus einem stielförmigen Träger und einem rundlichen oder breit schildförmigen Köpfchen bestehende Haare, welche diese Eigenschaft zeigen, wobei es ziemlich gleichgültig ist, ob das ganze Haar aus einer Zelle, einer Zellenreihe oder einem ebekörper besteht. Das Sekret tritt regelmäßig zuerst am Scheitel des chens oder, wenn ein solches nicht vorhanden ist, am Scheitel der nreihe zwischen Wand und Cuticula auf und, indem die Sekretion von aus weiter um sich greift, wird die dünne Cuticula nach und nach in



185. Ein Stück der Epidermis mit Haardrüsen Blattstiel der Primula sinensis; *a* beginnende etbildung; *b* große Sekretblase; *d* nach dem Abreißen der Sekretblase (de Bary).



86. Lupulindrüse des Hopfens; *A* jung, vor tretausscheidung; *B* älter, die Cuticula durch Sekret abgehoben (de Bary).

Form einer Blase abgehoben, deren Inhalt mit dem Sekret erfüllt ist. ungemein klares Beispiel für diesen Vorgang liefern die Drüsenhaar Primula sinensis (Fig. 185). Auch das sogenannte Lupulin, eine pulvera starkriechende Substanz, welche sich aus den reifen, tannenzapfenähnli weiblichen Blüthenständen des Hopfens herausschütteln lässt, bestel Haardrüsen, welche, wie Fig. 186 zeigt, in der Jugend kurzgestielte, förmige Gewebeplatten darstellen, deren Cuticula durch das masser Sekret zu einer halbkugeligen Blase emporgetrieben wird, wäl die Zellen selbst absterben. In ähnlicher Weise entsteht das sogen. Haschisch an langgestielten, vielzelligen Kopfhaaren der weiblichen Pl des indischen Hanfes. In sehr vielen anderen Fällen, z. B. bei der Patscl pflanze (Pogostemon patschouli), beim Thymian (Thymus vulgaris), bei C Pelargonium u. a. und auc dem Farnkraut Aspidium die Vorgänge im Wesentl dieselben. — In anderen F wieder erscheint das bal: sche Sekret in mehrzel Haardrüsen innerhalb de wöhnlich radial angeordı Scheidewände des sche: förmigen, kurzgestielten I kopfes selbst: die Scheidew spalten sich in je zwei Lam und der entstehende Zwisc raum füllt sich mit dem Se Derartige »Zwischenranddri finden sich an der Unterf der Blätter von Rhododen ferugineum und sonst. auch in der Epidermis s können Zwischenwanddı entstehen, so z. B. bei der I lionacee Psoralea hirta (Fig. wo sich durch Theilung Epidermiszelle eine rund Gruppe von Zellen bildet, w tief in das unterliegende webe einspringen und eine kugelförmigen Complex daı len, der vom Blattparen umgeben ist. Die auf der Oberfläche des Blattes senkrecht stehe Scheidewände dieses Complexes zeigen zunächst in der Mitte die erw

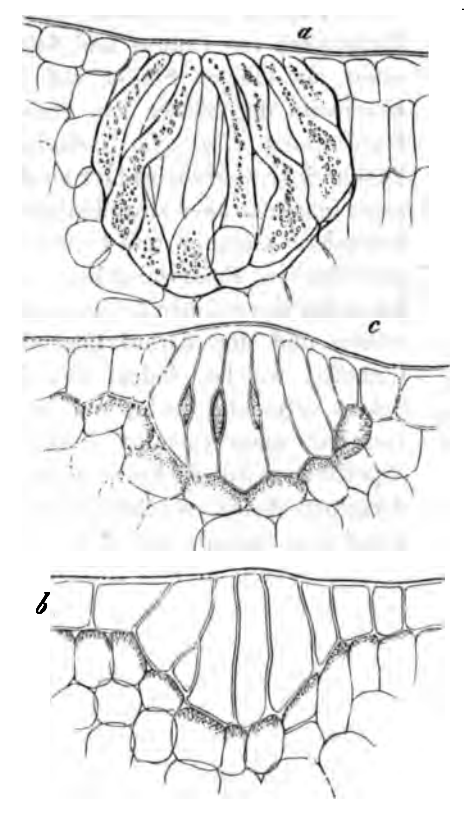


Fig. 187. Aus dem Blatt von Psoralea hirta (einer Papipilionacee) Schnitte vertical zur Blattfläche; *a* eine fast fertige Drüse nach Entfernung des Zwischenwand-Sekrets durch Alkohol; *c* beginnende Sekretbildung zwischen den Zellwänden; *b* sehr junge Drüse, vor der Sekretion; man erkennt, dass die Drüsenzellen nur verlängerte Epidermiszellen sind (DE BARY).

Spaltung und Ausscheidung des Sekretes, die dann später soweit fortschreitet, dass die einzelnen Zellen des Complexes von einander gänzlich abgesondert in der Sekretmasse zu liegen scheinen (de Bary).

Als **Leimzotten** oder **Colleteren** bezeichnete Johannes Hanstein massivere vielzellige Haare, deren reichliche aus Harz und Gummi oder Gummi allein bestehenden Sekrete bei zahlreichen Pflanzen das Zusammenkleben der Knospentheile unter sich bewirken. Sehr auffallend tritt dieses Sekret bei eben austreibenden Knospen der Rosskastanie, der Pappeln, Syringen, in minderem Grade bei sehr vielen anderen Holzpflanzen (Ribes, Corylus, Carpinus, Lonicera, Sambucus), aber auch bei mehr krautigen Gewächsen (Helianthus, Datura, Salvia, Viola u. a.) auf. Bei den Polygoneen, besonders den Ampfer- und Rhabarberarten, ist es vorwiegend ein reiner mit Wasser sich diluirender Gummischleim, welcher die Zwischenräume der gefalteten Knospentheile erfüllt und die sich entfaltenden Blätter und Knospen überzieht. Diese schon an den sehr jungen Knospentheilen auftretenden Sekrete verlieren sich mit der vollen Entfaltung der Blätter und Internodien und scheinen für die Jugendzustände dieser Organe Schutzmittel gegen Austrocknung und andere schädliche Einflüsse darzustellen. Abgesondert werden die Sekrete aus den genannten Haaren oder Leimzotten, welche sich vorwiegend an den Rändern der jungen Nebenblätter, aber auch sonst an den Knospentheilen bilden. Sie können die mannigfaltigsten Formen darbieten, aber immer geschieht die Bildung des genannten Sekretes zwischen der Cuticula und äußeren Zellwand des Haarkörpers: die Cuticula wird wie auch in anderen Fällen durch das Sekret blasig aufgetrieben, bis sie endlich, besonders bei Wasserzutritt, durch Quellung des Schleimes platzt und dieser sich auf den Organoberflächen ausbreitet. Auch Fälle von Zwischenwanddrüsen sind hier nicht ausgeschlossen und zuweilen betheiligt sich auch hier die Epidermis selbst an der Bildung des Sekretes zwischen Cuticula und Zellwand.

Im Anschluss an die Drüsenhaare mögen hier noch kurz die von de Bary beschriebenen m e h l i g b e s t a u b t e n K o p f h a a r e erwähnt werden, denen die Blattunterfläche der sogenannten Gold- und Silberfarne (Gymnogramme, Nothochlaena, Cheilanthes) ihre weiße oder goldgelbe (Pteris aurata), mehlige Bestäubung verdankt. Dasselbe gilt von den mehlig bestäubten Laubblättern mancher Primeln z. B. Primula marginata, farinosa, auricula. Der mehlige Überzug wird ausschließlich von den runden Kopfzellen kurz gestielter Haare erzeugt, indem aus ersteren an allen Punkten der Oberfläche sehr dünne, aber verhältnissmäßig sehr lange Stäbchen oder Fäden einer wahrscheinlich harzartigen Substanz hervorwachsen, welche sich in Alkohol, Äther, Essigsäure, Alkalien löst und aus ihren Lösungen (wie angegeben wird) wieder auskrystallisirt. Es scheint diese Aussonderung von Harz eben nur eine andere Form der sonst zwischen Cuticula und Zellwand des Haares stattfindenden Balsamaussonderung zu sein, da nach de Bary auf dem Laube

derselben oder verwandter Pflanzen an Stelle dieser bestäubten Haare die früher beschriebenen blasigen Haardrüsen vorkommen.

Die physiologisch merkwürdigsten aller Hautdrüsen, die Digestionsdrüsen der insektivoren Pflanzen, gedenke ich später bei der Theorie der Ernährung zu behandeln.

Anmerkungen zur XI. Vorlesung.

1) Insoweit als die hier gegebene Darstellung von der in meinem Lehrbuch gegebenen abweicht, stützt sie sich auf DE BARY's Anat. der Vegetationsorgane, Cap VI.

2) Betreffs dieser Anastomosen der gegliederten Milchröhren und der Entstehung der letzteren vgl. die Dissertation von W. H. SCOTT: Zur Entwicklungsgeschichte der gegliederten Milchröhren, Arbeiten des bot. Instit. in Würzburg II. 648.

3) Auch über die Sekretbehälter ist DE BARY's Darstellung in dessen Anat. der Vegetationsorgane Cap. III bis jetzt die einzige in jeder Hinsicht befriedigende.

4) Ueber die Krystalle von Calciumoxalat ist als grundlegende Arbeit zu betrachten: HOLZNER, Flora 1864, pag. 273 und 1867, pag. 499. — Wichtig ist auch ROSANOFF, bot. Zeitg. 1865 und 1867. — Graf SOLMS-LAUBACH, bot. Zeitg. 1871 Nr. 31—33. — PFITZER, Flora 1872, pag. 97.

5) Vgl. JOHANNES HANSTEIN, über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung, bot. Zeitg. 1868, pag. 697 und außerdem die viel bessere Darstellung in DE BARY's Anatomie § 49.

ZWEITE REIHE.

DIE ALLGEMEINSTEN LEBENSBEDINGUNGEN UND EIGENSCHAFTEN DER PFLANZEN.

XII. Vorlesung.

Die allgemeinsten äusseren Lebensbedingungen der Pflanzen.

Die Lebensthätigkeit der Pflanzen ist wie die der Thiere das Resultat aus dem Zusammenwirken zweier Faktoren: der inneren Struktur oder angeerbten Disposition und der von außen kommenden Einwirkungen oder Reize. Es ist von der größten Wichtigkeit, sich in diesem Punkte vollkommen klar zu werden, daher mag es erlaubt sein, die genannten zwei Faktoren durch Vergleichung eines Organismus mit einer Maschine wo möglich deutlicher zu machen. Auch die Arbeitsleistung einer Dampfmaschine z. B. hängt in ähnlicher Weise von zwei Faktoren ab: ihrer Struktur nämlich und der lebendigen Kraft, welche ihr zugeführt wird; von dem Bau der Maschine, von der Form und Zusammenfügung ihrer einzelnen Theile hängt es ab, welche Art von Arbeit sie leisten kann, ob sie im Stande sein wird, als Lokomotive einen Eisenbahnzug zu führen, als Lokomobile ein Ackerfeld zu pflügen, als Spinnmaschine aus Fasern Garn zu drehen, oder ob sie einen Webstuhl in Bewegung setzt oder Eisentheile für eine andere Maschine hobelt u.s.w. Allein die Maschine mag gebaut sein, wie sie will, die von dem Erbauer beabsichtigte Arbeit leistet sie doch erst dann, wenn sie in Bewegung gesetzt wird und dies geschieht bekanntlich durch die Spannung des Wasserdampfes, welche den Kolben im Cylinder hin und her bewegt. Auch genügt es nicht, dass überhaupt Wasserdampf in der Maschine entwickelt wird, denn solange derselbe eine zu geringe Spannung besitzt, welche nicht einmal hinreicht, die Reibungswiderstände der Maschinentheile zu überwinden, kommen diese letzteren überhaupt nicht in Bewegung; eine Arbeitsleitung wird vielmehr erst dann erzielt, wenn durch Zufuhr hinreichender Wärmemengen die Dampfspannung eine Größe erreicht, durch welche die Maschinentheile diejenige lebendige Kraft gewinnen, vermittelst deren sie die beabsichtigte Arbeit leisten können.

Aehnlich verhält es sich nun auch mit den Arbeitsleistungen eines organisirten Körpers, speciell einer Pflanze oder eines Pflanzentheiles: welche Art von Arbeit derselbe leisten kann, hängt ganz wesentlich von seiner Struktur, von der Zusammenfügung und chemischen Natur seiner kleinsten Theile ab. Ob nun aber diese Theile in Bewegung gesetzt werden, ob sie entsprechend ihrer Natur und Vereinigung das, was sie leisten können, wirklich leisten werden, hängt ganz und gar davon ab, ob sie von außen her lebendige Kräfte gewinnen, durch welche sie in diejenigen Bewegungsformen versetzt werden, deren Zusammenwirken wir als die Lebensthätigkeit des Organismus bezeichnen.

Nach diesen Erwägungen leuchtet es nun ein, dass es die Erforschung der Lebenserscheinungen, d. h. die Physiologie mit zwei Aufgaben zu thun hat: einerseits mit der Erforschung der inneren Struktur der Organe, andrerseits mit der Klarlegung derjenigen äußeren Einwirkungen, durch welche diese innere Struktur zu den ihr specifisch eigenthümlichen Bewegungen und Arbeitsleistungen veranlasst wird. Wie ein Ingenieur, der eine Dampfmaschine beurtheilen will, einerseits die Struktur derselben, andrerseits aber auch die Eigenschaften der Wärme und des Dampfes genau kennen muss, so liegt es dem Physiologen ob, aus der inneren Struktur der Organe und der Natur der äußeren Einwirkungen auf dieselben die Lebenserscheinungen zu erklären; nur treten ihm freilich weit größere Schwierigkeiten entgegen als jenem, denn der Organismus ist eine unvergleichlich complicirtere Maschine als jede noch so vollkommene, von Menschen construirte: zunächst ist der Bau der letzteren verhältnissmäßig leicht zu begreifen, und in Bewegung gesetzt wird sie durch die genau bekannte Thätigkeit der Wärme und des Wasserdampfes. Dagegen ist unsere Kenntniss der inneren, wirksamen Struktur der Organe einer Pflanze noch höchst unvollkommen, denn es handelt sich dabei weit weniger um die gröberen, sichtbaren Theile als vielmehr um die Molekularstruktur und atomistische Zusammensetzung, die, weil sie unsichtbare Theile betrifft, nur auf weiten Umwegen durch langwierige Schlussfolgerungen erkannt werden kann. Zudem zeigt sich, dass die Struktur des Organismus nicht bloß wie die einer Dampfmaschine für eine einzige Art von äußeren Einwirkungen empfindlich ist, dass vielmehr alle bekannten Naturkräfte im Stande sind, die lebendige Maschine zu afficiren: die Pflanzen reagiren nicht nur auf die Wärmebewegung, die ihnen mitgetheilt wird, sondern auch auf die Bewegungen des Aethers, die unser Auge als Licht wahrnimmt, sie sind gleichzeitig reizbar für elektrische Veränderungen, sie reagiren in einer noch unbegriffenen Weise auf die Einwirkung der Gravitation; selbst leise Berührungen erzeugen gewaltige Effekte, und zu alledem tritt noch ein Moment hinzu, welches bei einer von Menschen construirten Maschine überhaupt nicht in Betracht kommt: der Organismus ernährt sich, d. h. er nimmt von außen her Substanztheile in sich auf, die er von selber der schon vorhandenen

Substanz der Organe einfügt und auch hier handelt es sich wieder um die schon vorhandene Substanz und ihre Struktur, die es bewirkt, dass die Ernährung bei einem gegebenen Organismus gerade so und nicht anders stattfindet. Wenn sich ein Keim oder eine Knospe von einer Pflanze ablöst, um ein selbstständiges Leben zu beginnen, so ist der Verlauf des letzteren schon im Voraus vorgezeichnet; die Natur und Zusammenfügung der kleinsten Theilchen in dem Keim ist von der Natur der Mutterpflanze specifisch bestimmt, im Voraus festgesetzt, die Frage ist nur, ob der Keim sich entfalten wird, ob er faktisch alles das leisten wird, was er leisten kann, nach dem von der Mutterpflanze ihm vorgeschriebenen Gesetz, und dieses »ob« hängt ab von den äußeren Einwirkungen der Wärme, des Lichtes, der Schwere, Elektricität, der Ernährung und Athmung, der Berührung mit festen und flüssigen Körpern u. s. w.

Der schwierige Theil der physiologischen Forschung liegt immer in der Klarlegung der Strukturverhältnisse der Organe, durch welche dieselben in Folge der Einwirkung äußerer Kräfte in die specifisch bestimmte Bewegungsform versetzt werden, und leider zeigt die Erfahrung, dass die gröberen, sichtbaren Strukturverhältnisse dabei nur eine mehr untergeordnete Rolle spielen, dass die physiologische Forschung sich jederzeit genöthigt sieht, auf die unsichtbaren kleinsten Theilchen der Materie zurückzugehen, deren Verhalten doch wieder nur aus den Massenwirkungen der ganzen, sichtbaren Organe erschlossen werden kann. Es bleibt daher dem Studium der einzelnen Vegetationserscheinungen vorbehalten, die ihnen entsprechenden Strukturverhältnisse der Organe genauer in Betracht zu ziehen.

Dagegen lässt sich manches Allgemeine über die Einwirkung der äußeren Ursachen auf die Lebenserscheinungen aussagen, denn hier handelt es sich im Allgemeinen nur darum, durch Beobachtungen und künstlich eingeleitete Experimente zu prüfen, welche Art von Lebenserscheinungen eintritt, wenn gewisse Veränderungen in der Umgebung der lebenden Pflanze hervorgerufen werden. Es zeigt sich dabei schon bei dem jetzt noch sehr unvollkommenen Zustande unseres Wissens in dieser Beziehung, dass ein weit größerer Theil der Lebenserscheinungen durch äußere Einwirkungen hervorgerufen wird, als man früher anzunehmen wagte: das, was der lebendige Organismus aus sich selbst durch die ihm angeerbte Struktur leistet, betrifft immer nur die specifische Form der Leistung: ob und mit welcher Intensität dieselbe eintritt, hängt dagegen ganz und gar von dem Spiel der äußeren Einwirkungen ab.

Was ich bei dieser Gelegenheit mit Nachdruck constatiren wollte, ist also die Thatsache, dass jede Lebenserscheinung aus zwei Faktoren entspringt: einerseits aus der von dem mütterlichen Organismus überkommenen Struktur, andrerseits aus den auf dieselbe einwirkenden, äußeren Kräften. Jede Lebenserscheinung ist das Produkt dieser beiden Faktoren,

deren jeder einzelne für sich gar nichts leistet. Den einen Faktor, die äußeren Einwirkungen, die wir auch als die äußeren Lebensbedingungen bezeichnen können, wollen wir nun in seinen allgemeinsten Umrissen etwas näher ins Auge fassen.

Das Leben der Pflanze ist eine zusammenhängende Kette mannigfaltigster Bewegungen der kleinsten Theilchen, der Atome und Moleküle ihrer Substanz, aus denen bei den Pflanzen nur langsame und meist schwieriger wahrzunehmende Massenbewegungen ganzer Organe entspringen. Die allgemeinste und wichtigste Quelle lebendiger Kraft, durch welche die Lebensbewegungen im Pflanzenkörper hervorgerufen werden, ist aber die **Wärme.**[1]) Bekanntlich stellt man sich die Wärme als eine Bewegung der kleinsten Theilchen der Materie vor, die sich von einer Substanz auf die andere überträgt. Die Intensität dieser Bewegung oder die Kraft, mit welcher die kleinsten Theilchen schwingen, nennt man die Temperatur, die ihrerseits durch das Thermometer gemessen wird. Die Erfahrung zeigt nun, dass die Lebensbewegungen im Inneren des Pflanzenkörpers so lange stille stehen, bis die Temperatur der Umgebung, die sich nach und nach der Pflanze mittheilt, eine gewisse Höhe, einen bestimmten Grad des Thermometers erreicht, d. h. die der Pflanze mitgetheilte Wärmebewegung muss eine gewisse Intensität der Schwingungen ihrer kleinsten Theilchen bewirken, damit diejenigen weiteren Bewegungen der Atome und Moleküle eintreten, durch welche die verschiedenen chemischen Processe der Ernährung und alle die verschiedenen Molekularbewegungen hervorgerufen werden, aus denen das Leben der Pflanze besteht.

Zahlreiche, aber bei weitem noch nicht abgeschlossene Untersuchungen[2]) haben nun gezeigt, dass die Temperaturgrade zwischen dem Gefrierpunkt des Wassers einerseits und circa 50° C. andrerseits diejenigen Intensitäten der Wärmebewegung bezeichnen, bei denen pflanzliches Leben überhaupt noch möglich ist. Es ist allerdings denkbar und kommt gelegentlich auch vor, dass selbst unterhalb des Gefrierpunktes des Wassers noch gewisse Vegetationserscheinungen auftreten, weil aus verschiedenen Gründen das in den Zellen enthaltene Wasser erst bei einigen Graden unter Null zu krystallisiren beginnt. Indessen sind dies vereinzelte Fälle und in der überwiegenden Mehrzahl beginnen die Lebensregungen überhaupt erst bei einigen oder mehreren Graden oberhalb des Eispunktes. Andrerseits bezeichnet die Temperatur von 50° C. auch nur ganz im Allgemeinen die obere Grenze, denn die Mehrzahl der Vegetationsvorgänge wird schon unterhalb dieser Temperatur zum Stillstand gebracht und längere Zeit andauernde Temperaturen von 45—50° sind bei der Mehrzahl der Pflanzen geradezu tödtlich. Dabei hängt es wesentlich von dem Wasserreichthum oder der Saftigkeit der betreffenden Pflanzentheile ab, ob sie bei niederen Temperaturen erfrieren[3]) oder bei zu hoher Temperatur unter- oder oberhalb 50° C. absterben; sehr wasserarme Theile, wie die Mehrzahl der reifen,

trockenen Samen und Winterknospen, sind äußerst resistent, selbst gegen tiefe Kältegrade und erstere selbst gegen längeres Verweilen in Temperaturen sogar von 60—80°, wogegen sehr saftige Organe schon bei Temperaturen in der Nähe des Eispunktes oft erfrieren (was jedoch eine specifische Eigenschaft bestimmter Pflanzen ist) und bei 50° oder selbst darunter getödtet werden.

Innerhalb der angegebenen Breite der Temperaturen liegt für jede einzelne vegetative Thätigkeit ein bestimmter Temperaturgrad, bei welchem dieselbe ihre größte Energie entwickelt; wir nennen diesen Grad das Temperaturoptimum, womit also derjenige Punkt des Thermometers bezeichnet ist, bei welchem irgend eine Vegetationserscheinung das Maximum ihrer Energie entwickelt. Bei jedem Temperaturgrad also, der unterhalb oder oberhalb dieses Optimums liegt, wird die fragliche Vegetationserscheinung mit geringerer Energie verlaufen und eine genauere Untersuchung ergiebt, dass von der unteren Temperaturgrenze ausgehend bei jedem höheren constant gedachten Temperaturgrade auch die Energie der Vegetationserscheinung eine größere ist, bis bei dem specifischen Temperaturoptimum derselben das Maximum der Energie erreicht wird und wenn die Temperaturen noch höher steigen, so vermindert sich schrittweise die Energie, bis sie mit Erreichung der oberen Temperaturgrenze ganz aufhört; ist die Einwirkung dieser hohen Temperatur eine nach kurzer Zeit vorübergehende, so kann die Vegetationserscheinung bei Eintritt einer niedrigeren Temperatur wieder auftreten; hat jedoch die genannte hohe Temperatur zu lange gedauert, so erfolgt der Tod.

Ganz speciell in diesem Fall, wo es sich um die Abhängigkeit des Pflanzenlebens von der Temperatur handelt, können wir noch einmal auf das früher schon benutzte Beispiel der Dampfmaschine zurückgreifen: den unteren Nullpunkt können wir vergleichen mit demjenigen Zustand, wo die Spannkraft des Dampfes eben gerade genügt, um die Reibungswiderstände der Maschine zu überwinden und eine langsame Bewegung hervorzurufen, die mit steigender Spannung des Dampfes so lange beschleunigt wird, bis die Maschine nicht nur mit einer gewissen Geschwindigkeit, sondern auch so arbeitet, dass alle einzelnen Bewegungen in der zweckmäßigsten Form in einander greifen, was dem Verhalten der Pflanze bei dem Temperaturoptimum entsprechen würde. Steigert sich die Spannung des Dampfes bei noch stärkerer Wärmezufuhr in der Maschine, so treten mit zunehmender Geschwindigkeit ihrer Bewegung Übelstände hervor: zu große Erhitzung und Ausdehnung einzelner Theile, Erschütterung anderer bis zum Bersten, durch gesteigerte Centrifugalkraft kann das Schwungrad brechen, kurz die Maschine wird durch ihre eigene Bewegung zerstört, Vorgänge, welche wir in gewissem Sinne mit dem Wärmetod der Pflanze vergleichen können.

Bei der Feststellung der drei Kardinalpunkte der Temperatur, mit welchem Ausdruck wir die untere und obere Grenze sammt dem Optimum

zusammenfassen können, zeigt sich nun, dass jede einzelne Vegetationserscheinung bei derselben Pflanzenart im Allgemeinen ihre besonderen Kardinalpunkte besitzt; mit anderen Worten, die niederste Temperatur, bei welcher noch merkliches Wachsthum stattfindet, braucht noch nicht hinzureichen, um Chlorophyllbildung oder Assimilation oder Reizbarkeit an beweglichen Organen u. s. w. möglich zu machen, und wenn dies für eine Pflanzenart bestimmt ist, so brauchen die unteren Nullpunkte dieser Funktionen bei einer anderen Pflanzenart keineswegs dieselben zu sein und ebenso verhält es sich betreffs des Temperaturoptimums und der oberen Temperaturgrenze. Im Allgemeinen zeigt sich jedoch, dass die Mehrzahl der Pflanzen bei gewissen mittleren Temperaturen, etwa zwischen 15 und 30° C., am besten gedeiht, weil innerhalb dieser Grenzen die verschiedensten Vegetationserscheinungen mit hinreichender Energie verlaufen und normal in einander greifen. Die Verschiedenheit der unteren Nullpunkte verschiedener Funktionen kann es dagegen bewirken, dass bei gewissen niedrigeren Temperaturen, etwa zwischen 5 und 10° C., die verschiedenen Funktionen nicht mehr harmonisch zusammenwirken, dass also krankhafte Zustände hervortreten. So beobachtet man z. B., dass im zeitigen Frühjahr die jungen Blätter der Getreidepflanzen zwar wachsen, aber trotz intensiver Beleuchtung gelb bleiben, weil die untere Temperaturgrenze des Wachsthums tiefer liegt als die der Chlorophyllbildung. Ähnliches beobachtet man gelegentlich bei der um die Mitte des Juni regelmäßig wiederkehrenden Abkühlung der Luft bei Pflanzen, welche überhaupt höhere Vegetationstemperaturen brauchen z. B. bei Bohnen (Phaseolus), Mais, Kürbis, Buchweizen, die während solcher Zeiten kühlen Wetters zwar neue Blätter entfalten, aber aus dem angegebenen Grunde solange gelb bleiben, bis bei höherer Temperatur die Ausbildung des Chlorophylls möglich wird.

Es hätte nun keinen Zweck, alle die Zahlen hier beizubringen, welche verschiedene Beobachter über die Temperaturgrenzen und Optima verschiedener Vegetationserscheinungen einigermaßen sicher gestellt haben. Bessere Gelegenheit dazu finden wir später bei der Betrachtung der einzelnen Vegetationserscheinungen selbst. Doch dürfte es zur Verdeutlichung des bisher Gesagten einigermaßen beitragen, wenn wenigstens beispielsweise einige Zahlen genannt werden. Am häufigsten wurde das Wachsthum der Keimpflanzen in seiner Abhängigkeit von der Temperatur beobachtet [1]) und festgestellt, dass z. B. die Samenkörner unserer Getreidearten noch keimen können, d. h. ihre Wurzeln und Keimsprosse entwickeln, bei einer Temperatur, welche dem Gefrierpunkte des Wassers sehr nahe liegt, wogegen der Mais und die Schminkbohne (Phaseolus multiflorus) eine niedrigste Temperatur von circa 9° C. dazu erfordern und Dattelkerne, wie es scheint, erst bei 15° C. keimen. Die Optimaltemperatur, bei welcher das rascheste Wachsthum der Keimtheile erfolgt, scheint bei unseren Getreidearten bei 28—29° C., bei den anderen genannten Pflanzen aber ober-

halb 30° C. zu liegen; bei einer dauernden Temperatur über 40° C. ist die Keimung aller dieser Pflanzen abnorm oder sie sterben ab. —

Von den übrigen allgemeinsten Lebenserscheinungen der Pflanze mag zunächst die Protoplasmaströmung hier noch erwähnt werden: in den Haaren der Kürbispflanzen scheint diese Bewegung erst dann einzutreten, wenn die Temperatur 10—11° C. erreicht, zwischen 30 und 40° dürfte die Optimaltemperatur der Protoplasmaströmung liegen und gegen 50° hin nimmt sie mehr und mehr ab, um bei hinreichender Dauer der Einwirkung ganz aufzuhören.

Die bisher auseinander gesetzten Beziehungen zwischen den Vegetationsvorgängen und der Temperatur lassen sich auch graphisch darstellen: denken wir uns eine horizontale gerade Linie gezogen und die Länge derselben wie eine Thermometerskala in eine Anzahl gleicher Theile getheilt, die wir von links nach rechts fortschreitend mit 0°, 1°, 2°, 3° u. s. w. bis gegen 50° bezeichnen und nun denken wir uns ferner z. B. die bei den genannten Temperaturen und zwar jedesmal in gleicher Zeit erreichten Längenzuwachse von Wurzeln oder Stengeln mit entsprechend langen Linien bezeichnet, die wir senkrecht auf unserer Horizontallinie (der sogenannten Abscisse) dort aufstellen, wo die zugehörigen Temperaturen verzeichnet sind, so stellen diese vertikalen Linien Ordinaten einer Curve dar, die wir erhalten, wenn wir die oberen Endpunkte dieser Ordinaten durch eine zusammenhängende Linie verbinden. Es leuchtet ein, dass diese im Allgemeinen krumme Linie nach dem früher Gesagten ihren höchsten Punkt oberhalb der Optimaltemperatur der Abscissenlinie erreicht und von dort aus wieder zur letzteren hinabsinkt. Wir nennen diese krumme Linie nun einfach die Temperaturcurve des Längenwachsthums und für jeden in diesen Dingen einigermaßen Geübten bietet die Form einer solchen Curve die leichteste Orientirung über die durch Untersuchungen festgestellte, gesetzliche Beziehung zwischen Temperatur und Wachsthum dar. In gleicher Art kann man natürlich auch die Geschwindigkeit der Protoplasmabewegung durch vertikale Ordinaten auf einer Temperaturabscisse, also in Form einer Curve, darstellen und überhaupt jede von der Temperatur abhängige Funktion der Pflanze.

Soweit wir bis jetzt über die Abhängigkeit des Wachsthums, der Protoplasmabewegung, der Chlorophyllbildung, der Assimilation, der verschiedenen anderen Reizbarkeiten von der Temperatur, dem Lichte, der Elektricität und überhaupt von äußeren Einwirkungen unterrichtet sind, können alle diese Beziehungen ebenfalls in Form von Curven ausgedrückt werden, indem man jedesmal die äußeren Einwirkungen nach ihrer Intensität auf einer Abscissenlinie verzeichnet und die entsprechenden Wirkungen an der Pflanze durch Ordinaten ausdrückt. Überall, wo hinreichend genaue Untersuchungen vorliegen, zeigt die so construirte Curve der Funktionen die Haupteigenschaft der Temperaturcurven, d. h. sie beginnt bei einer gewissen Intensität der äußeren Wirkung, also an einer bestimmten Stelle

der Abscissenlinie, steigt sodann mehr und mehr empor, bis ein Maxi der Wirkung oberhalb eines gegebenen Punktes der Abscissenlinie, immer als Optimalpunkt derselben zu bezeichnen ist, eintritt, von wo fortschreitend die Curve sich wieder gegen die Abscisse hinabsenkt. auch diese Verallgemeinerung unseres Curvengesetzes durch ein Bei näher zu erläutern, führe ich die Abhängigkeit der Sauerstoffausschei aus chlorophyllhaltigen Organen unter dem Einfluss verschiedenfarb Lichtes an: Die durch das Chlorophyll vermittelte Sauerstoffabschei ist nämlich eine Funktion der Wellenlänge des Lichtes in der Art, dass

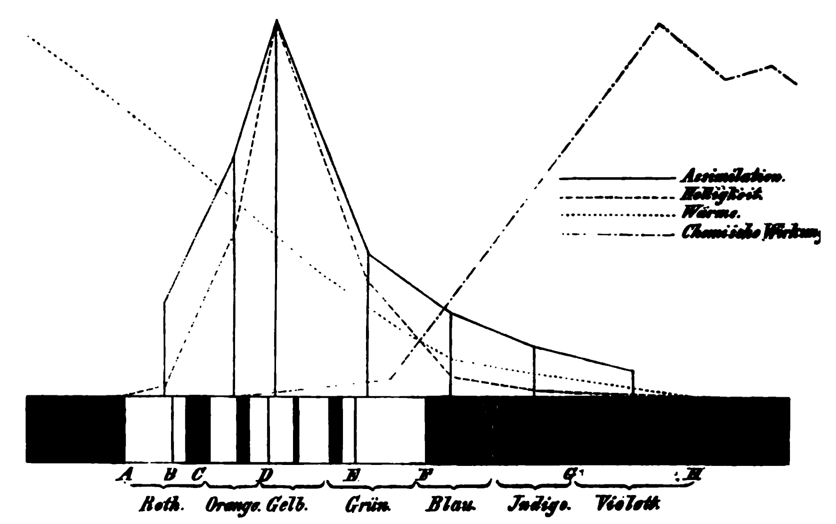


Fig. 188. Das Band *A H* bezeichnet das Absorptionsspektrum einer Chlorophylllösung; die Linien *A*, *I* sind die FRAUNHOFER'schen Linien; das Spektrum ist als Abscissenlinie für die in der Fig. erkl Curven benutzt (nach PFEFFER).

solches Licht, dessen Wellenlänge wenigstens 0,0 003 968 mm beträgt andrerseits die Länge von 0,0 006 866 mm nicht überschreitet, die Sau stoffabscheidung bewirkt. Von beiden Extremen ausgehend steigt di Wirkung des Lichtes und erreicht bei einer optimalen Wellenlänge d selben von 0,0 005 889 mm das Maximum. Bekanntlich erzeugen die v schiedenen Wellenlängen des Lichtes in unserem Auge die Empfindun der verschiedenen Spektralfarben und da die erstgenannte Zahl die Well länge des blauen, die zweite Zahl die des rothen, die dritte als Optim bezeichnete Zahl die Wellenlänge des gelben Lichtes darstellt, so kön wir auch sagen, die Sauerstoffabscheidung beginnt im blauen Licht, st von dort aus durch das Grün des Spektrums bis zu dem mittleren G erreicht dort ihr Maximum und wird wieder geringer in den orangefarbe Strahlen, um innerhalb des rothen Theiles des Spektrums aufzuhören. man also ein hinlänglich großes Spektrum des Sonnenlichtes zur Verfüg und bringt man ein grünes Blatt nach und nach während gleicher Zeite

die verschiedenfarbigen Regionen des Spektrums, so wird die jedesmal ausgeschiedene Quantität des Sauerstoffs durch die Curve ausgedrückt, deren Kardinalpunkte oben angegeben worden sind[5]).

Man geht wohl nicht zu weit in der Annahme, dass jede Abhängigkeit einer physiologischen Funktion von irgend einer äußeren Einwirkung diese Form einer zuerst auf- und dann wieder absteigenden Curve annimmt und dass wir in der letzteren eines der fundamentalen Gesetze der Physiologie vor uns haben. Da wir nun jede Abhängigkeit einer Vegetationserscheinung von äußeren Einwirkungen als Reizbarkeit bezeichnen dürfen, so repräsentirt die genannte Curvenform also das fundamentale Gesetz der Reizbarkeit, welches nochmals in Worten ausgedrückt lauten würde: Wenn die Intensität einer äußeren Einwirkung (eines Reizes) mehr und mehr sich steigert, so steigert sich auch die Reizwirkung oder die entsprechende Funktion der Pflanze, aber nur bis zu einem gewissen Grade, dem Optimum der ersteren; überschreitet dann jene dieses Optimum, so vermindert sich die Wirkung an der Pflanze, bis bei einer bestimmten, intensivsten Einwirkung die Funktionsfähigkeit der Pflanze aufhört. Und ferner: so wie die Wirkung der Temperatur erst bei einer gewissen Höhe derselben überhaupt belebend auf die Pflanze einwirkt, so scheint auch jede andere, äußere Kraft oder jedes andere Reizmittel erst dann überhaupt eine wahrnehmbare Wirkung zu üben, wenn dieselbe eine gewisse Höhe erreicht hat, um die in der Pflanze vorhandenen Widerstände zu überwinden.

Das Abhängigkeitsgesetz der Vegetationserscheinungen von äußeren Einwirkungen, welches ich soeben klar zu machen versucht habe, giebt wie es bei Naturgesetzen immer der Fall ist, in möglichst allgemeiner und daher abstrakter Form die Beziehungen zwischen Ursache und Wirkung an. So ist auch das einfach formulirte Gravitationsgesetz nur eine ganz allgemeine abstrakte Formel für eine unendliche Mannigfaltigkeit des Geschehens: der Weg, den ein geworfener Stein beschreibt, wird ebenso wie die Ordnung des Planetensystems, die scheinbare Unregelmäßigkeit der Kometenbewegung, ebenso wie das Fließen des Wassers von den Continenten nach den Meeren hin, wie Ebbe und Fluth des letzteren u. s. w. von dem abstrakten Satze beherrscht, dass die Körper einander im Verhältniss ihrer Masse und im umgekehrt quadratischen Verhältniss ihrer Entfernungen anziehen; oder um noch ein anderes Beispiel zu wählen: die unendliche Mannigfaltigkeit der durch Spiegelung der Lichtstrahlen hervorgebrachten Naturerscheinungen: das gewöhnliche Spiegelbild, welches wir von unserer eigenen Person im Spiegel erblicken, der Brennpunkt eines Hohlspiegels, die Fata Morgana, die Signale von Lichttelegraphen u. s. w. unterstehen sämmtlich dem abstrakten Naturgesetz, dass Lichtstrahlen von einer Körperoberfläche unter demselben Winkel zurückgeworfen werden, unter welchem sie dieselbe treffen. Ebensowenig wie man es diesem geometrischen Ausdruck ansieht, dass er jene unendliche Mannigfaltigkeit anschaulicher

Bilder und Erscheinungen umfasst, ebensowenig sieht man es den oben beschriebenen Curven an, wie unendlich mannigfaltig sich die durch sie ausgedrückten Beziehungen zwischen Pflanzen- und Außenwelt gestalten. Da es nun Aufgabe dieser Vorlesung ist, von diesen Beziehungen ein möglichst klares und allgemeines, nicht bloß ein abstraktes, sondern auch ein anschauliches Bild zu geben, so verweilen wir nunmehr noch bei einer wenn auch flüchtigen Skizze derjenigen Vegetationserscheinungen, welche in besonders großartiger und leichtverständlicher Form die Abhängigkeit des Pflanzenlebens von äußeren Einwirkungen veranschaulichen.

Da ist zunächst der auffallende Gegensatz der winterlichen Ruhe der Vegetation gegenüber der Lebensfülle, welche die Entfaltung der Sprosse und Blüthen im Frühjahr und Sommer darbietet; in der Hauptsache ist es die niedere Temperatur des Winters, welche alle Lebenserscheinungen der Pflanze unmöglich macht; erst wenn bei höherem Stand der Sonne die Temperatur der Luft und der Erde um mehrere Grade über den Gefrierpunkt des Wassers gestiegen ist, beginnen die Knospen der Bäume, der unterirdischen Rhizome, Zwiebeln und Knollen sich zu regen und zu wachsen, anfangs kaum merklich, sehr langsam, aber mit dem Eintritt der ersten heißen Stunden des Frühjahrs kommen die Sprosse mit auffallender Geschwindigkeit ans Tageslicht und in wenigen Tagen ist die gesammte Scenerie der freien Natur verändert. Die Erdoberfläche prangt in lebhaftem Grün, einzelne Blüthen zeigen sich und in wenigen Wochen erinnert man sich kaum noch, wie kahl und leblos die Winterlandschaft war. Nicht weniger auffallend tritt der Gegensatz hervor, wenn man mitten im Sommer aus der heißen Luft der Ebene kommend, das kühle Klima alpiner Höhen ersteigt oder gar eine Reise nach dem hohen Norden unternimmt: wir verlassen da eine in ihrer ganzen Fülle entfaltete Vegetation, um einem verspäteten Frühling entgegen zu gehen; während unsere Bäume und Wiesen sich schon für den Herbst vorbereiten, fängt auf den Bergen und im hohen Norden das Pflanzenleben erst an. Vergleicht man nächst verwandte Pflanzenformen, von denen die einen bei uns einheimisch, die anderen zwischen den Wendekreisen zu Hause sind, so finden wir sehr häufig die ersteren als kleine, saftige Kräuter und Stauden entwickelt, während die anderen sich zu holzigen Sträuchern oder mächtigen Bäumen ausbilden, — ein Unterschied, der wesentlich darauf beruht, dass unser Sommer kühl und kurz, der tropische heiß und lang ist. Wer endlich genöthigt ist z. B. in einem botanischen Garten Pflanzen verschiedener Klimate an demselben Orte zu kultiviren, weiß, mit wie großen Kosten und Mühen dies geschieht. Die Construktion der Gewächshäuser, die kostspieligen Arbeiten werden wesentlich, wenn auch nicht ausschließlich, durch das verschiedene Wärmebedürfniss der aus verschiedenen Klimaten stammenden Pflanzen verursacht.

Wo möglich noch mannigfaltiger sind die Erscheinungen, welche durch die Abhängigkeit des Pflanzenlebens vom **Licht** hervorgerufen werden*).

Leiten wir z. B. die Endknospe eines kräftig belaubten Sprosses in den dunklen Raum eines von undurchsichtigen Wänden umgebenen Kastens, so entfaltet sich in diesem ein System von Sprossen, Blättern, Blüthen, Wurzeln, Ranken und selbst reifen Früchten mit keimfähigen Samen. Das Ganze aber macht einen äußerst fremdartigen Eindruck: die Sprossaxen und Blattstiele sind völlig weiß, die Blattflächen zu klein und gelb statt grün gefärbt, gewöhnlich auch nicht flach ausgebreitet; die gesammte Substanz dieser sogenannten etiolirten Theile ist wasserreicher, zarter und gegen schädliche Einflüsse empfindlicher als die normalen, am Licht entfalteten. Die im Finstern entwickelten Blüthen aber erreichen ihre ganze Farbenpracht und Größe. Leitet man nun eine Knospe dieses im Finstern erwachsenen Sprosssystems durch eine andere enge Öffnung des Kastens wieder hinaus ins Licht, so entstehen nunmehr wieder normale, grüne, flach ausgebreitete, große Blattflächen und der am Licht fortwachsende Spross gewinnt seine normalen Eigenschaften in jeder Beziehung wieder. Dieses ebenso einfache als lehrreiche Experiment zeigt, dass auch in tiefer Finsterniss das Wachsthum aller Organe stattfinden kann, wenn auch mit manchen unbeträchtlichen Abweichungen, dass jedoch die im normalen Zustand grün gefärbten Organe im Finstern gelb oder selbst farblos bleiben, während Blüthen, Früchte und Samen sich ganz normal entwickeln. Das Wichtigste dabei ist jedoch, dass ein so kräftiges Wachsthum im Finstern nur dann möglich ist, wenn der etiolirte Spross durch normale, grüne, vom Sonnenlicht getroffene Blätter ernährt wird; wenn man diese letzteren vom Licht abschließt oder nur stark beschattet, wodurch ihre Assimilation vernichtet oder beeinträchtigt wird, dann hört auch das Wachsthum der Theile im finstern Kasten auf oder es wird in hohem Grade abnorm. Abstrakt ausgedrückt ist die beschriebene Erscheinung eine Folge der Thatsache, dass die Ernährung der Pflanze eine Funktion des Chlorophylls in den grünen Blättern ist, dass dieses nur unter dem Einfluss des Lichtes sich bildet, durch dieses in den Stand gesetzt wird die Kohlensäure der Luft zu zersetzen und dabei organische Pflanzensubstanz zu erzeugen, welche von den assimilirenden Blättern aus in die Knospen übergeführt wird, um daselbst auch im finstern Raum neue Organe zu erzeugen. Aus demselben Satz erklärt sich die Erfahrung, dass die Kultur von Pflanzen in Wohnzimmern im Allgemeinen höchst unbefriedigende Resultate ergiebt: auch mit der besten Erde versehen, bleiben sie klein und unscheinbar, die älteren Blätter fallen vorzeitig ab, Blüthen und etwaige Früchte erscheinen in geringer Zahl oder gar nicht, weil die Einwirkung des Lichtes auf die grünen Ernährungsorgane durch die Fenster hindurch zu schwach ist, um eine kräftige Ernährung zu erzielen. Diese Uebelstände der Zimmerkultur treten nur um so lebhafter hervor, je wärmer dabei die Pflanzen gehalten werden, denn die höhere Temperatur veranlasst sie zu kräftigem Wachsthum, für welches jedoch bei der schwachen Beleuchtung die entsprechende Erzeugung von Baustoffen

fehlt: die Pflanzen wachsen sich dabei so zu sagen zu Tode. Es mag erlaub sein, für die praktische Pflanzenkultur auch in Gewächshäusern hier di physiologisch begründete Regel einzuschalten, dass für die Pflanzen Wärm vorwiegend Wachsthum bedeutet, das Licht dagegen die Ernährung verursacht: viel Licht bei geringer Temperatur erzeugt im Allgemeinen eine Ueberschuss von Nahrungsstoffen, den die Pflanze ohne Schaden erträgt hohe Temperatur bei geringer Beleuchtung bewirkt Wachsthum ohne entsprechende Ernährung und ist der Pflanze im höchsten Grade schädlich, in extremen Fällen sogar tödtlich. Die zu kurze Dauer des Tageslichtes bewirkt es auch z. B., dass in den heißen Tropenländern viele unserer einheimischen Kulturpflanzen nicht gedeihen, weil die hohe Temperatur derselben sie zwar zu kräftigem Wachsthum anregt, aber die kurzen tropischen Tage eine hinreichend ausgiebige Ernährungsarbeit nicht aufkommen lassen. — Je größer die grünen Flächen besonders der Blätter sind, desto größer ist die Zahl der Lichtstrahlen, von denen die Pflanze zur Ernährungsthätigkeit angeregt wird; sorgfältige Beobachtungen haben ergeben, dass ein Quadratmeter grüner Blattfläche in 10 sonnigen Tagesstunden bei kräftig wachsenden Pflanzen 3—8 Gramm trockene Pflanzensubstanz durch Zersetzung von Kohlensäure erzeugt.[7]) Bedenkt man, wie viele Quadratmeter Blattfläche ein großer Baum besitzt und dass die Ernährungsthätigkeit in einer Vegetationsperiode ungefähr 150 Tage bei uns dauert, so leuchtet ein, dass im Laufe eines Sommers ein Baum viele Kilogramm organischer Substanz bildet, die gewöhnlich erst im nächsten Frühjahr das Material zur Entfaltung der Knospen und Blüthen liefert. Diese in den grünen Organen erzeugte Pflanzensubstanz bildet sich aus Kohlensäure und Wasser unter Abscheidung eines sehr beträchtlichen Quantums von Sauerstoff, es ist also eine sauerstoffarme Substanz. Bekanntlich sind die Pflanzen verbrennlich, d. h. ihre sauerstoffarme Substanz verwandelt sich bei Luftzutritt, indem sie verbrennt, wieder in sauerstoffreiche Verbindungen, in Kohlensäure und Wasser, woraus sie in den chlorophyllhaltigen Zellen ursprünglich entstanden ist. Gerade soviel Wärme, wie bei der Verbrennung eines Baumes frei wird, musste bei der Erzeugung seiner organischen Substanz gebunden werden. Diese Verbrennungswärme einer Pflanze aber repräsentirt einen bestimmten Werth von Arbeitskraft, der z. B. durch eine Dampfmaschine nutzbar gemacht werden kann; eine gerade so große mechanische Arbeit, nur in anderer Form, hat in den chlorophyllhaltigen Zellen der Pflanze stattgefunden, als in denselben unter Abscheidung von Sauerstoff aus Wasser und Kohlsensäure organische verbrennliche Substanz erzeugt wurde oder mit anderen Worten, die Kräfte, welche durch Verbrennung von Pflanzensubstanz erzeugt werden, waren ursprünglich in Form von Lichtschwingungen des Äthers vorhanden, deren Kraft in den chlorophyllhaltigen Zellen zur Abscheidung des Sauerstoffes verbraucht wurde.

Mit dem Wechsel von Tag und Nacht wechselt auch diese Arbeit der chlorophyllhaltigen Organe; aber die damit gegebene tägliche Periode im Pflanzenleben macht sich noch in zahlreichen anderen Erscheinungen geltend: zunächst in einem periodischen Wachsthum der jungen Organe, welches durch die Nachtdunkelheit beschleunigt werden kann, wenn nicht etwa eine zu tiefe Depression der Temperatur umgekehrt eine Verlangsamung bewirkt: je nach Umständen kann also die Wachsthumsgeschwindigkeit in der Nacht größer oder kleiner sein als am Tage.[8]) Zu den am leichtesten constatirbaren, täglichen, periodischen Veränderungen gehören die sogenannten Schlafbewegungen der Blätter, welche besonders auffallend bei den zusammengesetzten Blättern der Leguminosen, z. B. unserer Robinien, der Oxalideen, unter diesen z. B. bei unseren Sauerkleearten in der Art hervortreten, dass die Theile eines Blattes sich am Abend entweder nach oben oder nach unten zusammenlegen und am folgenden Morgen wieder ausbreiten. Aber auch die einfachen Laubblätter bewegen sich: im Juli und August braucht man nur nach Sonnenuntergang in einem Garten sich umzusehen, um die veränderte Stellung der Blätter fast aller Pflanzen wahrzunehmen, die großen Laubblätter der Sonnenrosen (Helianthus annuus) z. B. krümmen sich sämmtlich abwärts, so dass die oberen die unteren zum Theil decken, wogegen die Laubblätter der großen Balsamine (Impatiens glandulifera) sich Nachts sämmtlich aufrichten. Dies sind jedoch nur Beispiele, denn diese Bewegungen sind ganz allgemein. Noch bekannter sind die sogenannten Schlafbewegungen der Blüthen, von denen sich viele schon vor Sonnenuntergang schließen, um sich am nächsten Morgen wieder zu öffnen, — Erscheinungen, die wir später ausführlich betrachten und welche von dem Zusammenwirken der täglichen Veränderungen der Lichtintensität und Temperatur abhängen. Später werde ich auch ausführlicher von den heliotropischen Krümmungen wachsender Pflanzentheile zu reden haben und von den bisher unbegreiflichen Einwirkungen des Lichtes auf die Schwimmbewegungen der sogenannten Schwärmsporen der Algen: die Art, wie das Licht als Reizmittel auf die Pflanzen einwirkt, ist überaus mannigfaltig und bei seinem periodischen, täglichen Wechsel führt es somit zu täglichen periodischen Veränderungen der Pflanzen.

Von den auf die Pflanze überall einwirkenden kosmischen Kräften habe ich zunächst noch die **Gravitation** zu nennen. Die Pflanzen besitzen eine Empfindlichkeit, man möchte fast sagen, eine Wahrnehmung davon, unter welchem Winkel ihre Organe von der Vertikalen ihres Standortes geschnitten werden.[9]) Sie sind empfindlich für die Richtung, unter welcher die Gravitation auf jedes ihrer Organe einwirkt und zwar unabhängig von dem Gewicht und etwaigen Druck. Sie besitzen für die Schwere eine Empfindung, wie wir für das Licht oder für die Wärme, während uns eine unmittelbare Wahrnehmung der Gravitation völlig abgeht, denn wir selbst nehmen diese nur durch die Wirkungen des Gewichtes und des Druckes

wahr. Bringt man eine im vollen Wachsthum begriffene Pflanze, deren Wurzeln in einem Blumentopf sich entwickelt haben, aus der gewohnten senkrechten Stellung in eine andere z. B. in die horizontale Lage, so bemerkt man nach mehreren Stunden oder je nach Umständen nach einigen Tagen, dass durch diese Lagenveränderung alle im Wachsthum begriffenen und manche anscheinend schon ausgewachsene Organe zu Bewegungen veranlasst worden sind: die Wurzelspitzen, die wachsenden Sprossaxen und Blätter, Blüthenstiele u. s. w. machen die verschiedensten Krümmungen solange, bis die frei beweglichen Theile der Organe wieder diejenigen Richtungen gegen den Horizont angenommen haben, welche sie vor der Lagenveränderung der ganzen Pflanze besaßen. Die vorher vertikal auf- oder abwärts gerichteten krümmen sich solange, bis ihre Spitzen wieder auf- oder abwärts gerichtet sind, die vorher schief oder horizontal wachsenden Theile krümmen sich nach der Lagenveränderung solange, bis sie wieder in derselben Weise schief oder horizontal fortwachsen können. Wir werden später sehen, dass diese Bewegungen durch einen bisher unbegreiflichen Einfluss der Gravitation des Erdkörpers auf die wachsthumsfähigen Organe der Pflanze hervorgerufen werden. Es sind Reizwirkungen, dadurch veranlasst, dass die Organe jede Lagenveränderung gegen die Richtung der Gravitation empfinden und dadurch zu Bewegungen veranlasst werden, welche erst dann aufhören, wenn sie ihre ursprüngliche Richtung wieder erlangt haben. Man nennt diese Erscheinung den Geotropismus. Die Einwirkung der Gravitation macht sich jedoch noch in ganz anderer Weise geltend, nämlich dadurch, dass Vegetationspunkte an bestimmten Orten entstehen, deren Lage durch die Richtung der Schwerkraft bestimmt ist. Auch auf diesen Punkt kommen wir später zurück. Hier sei vorläufig nur noch erwähnt, dass die Einwirkung der Schwerkraft der Erde auf die Richtung der Gleichgewichtslage, in welcher die verschiedenen Pflanzenorgane ungestört fortwachsen, auch ohne besondere Experimente mit Sicherheit festgestellt werden kann; es genügt zu beachten,[10]) dass der vertikale Stamm einer Tanne oder Palme an jedem Orte der Erdkugel, wo er wächst, vertikal steht, d. h. genau diejenige Richtung besitzt, welche nach unten verlängert zum Schwerpunkt der Erde hinführt; die Gipfelknospe eines solchen Stammes wächst bei uns gerade so wie bei unseren Antipoden vom Erdcentrum weg, während die Spitze der Hauptwurzel nach diesem hinstrebt und es ist keine andere Kraft außer der Gravitation des Erdkörpers denkbar, welche dieses Verhalten wachsender Pflanzentheile bewirken könnte, und eine weitere Überlegung zeigt, dass dies für alle Pflanzentheile gilt, gleichgiltig, unter welchem Winkel sie gegen den Horizont oder den Erdradius wachsen. Jedes Organ einer Pflanze hat seine specifische Empfindlichkeit für die Richtung, in welcher es von der Schwerkraft getroffen wird und zwar in der Art, dass es eine bestimmte Gleichgewichtslage oder Ruhelage nur dann gewinnt, wenn es unter einem ganz bestimmten Winkel

von der Vertikalen geschnitten wird. Für einen mit dieser Thatsache Vertrauten wäre es geradezu unmöglich, sich zu denken, wie die Pflanzenwelt ohne diese Einwirkung der Schwere auf die Wachsthumsvorgänge sich gestalten oder überhaupt bestehen könnte, wenn wir nicht durch ein einfaches Instrument, den Klinostaten, in der Lage wären, den Einfluss der Gravitation auf eine lebende Pflanze ganz zu beseitigen. Es genügt, eine solche in irgend einer Lage an eine genau horizontale Axe zu befestigen und diese in sehr langsamer Drehung zu erhalten, so dass die wachsenden Organe ihre Richtung gegen den Horizont immerfort verändern und während gleicher Zeiten sich in entgegengesetzten Lagen befinden. In diesem Falle heben sich die Reizwirkungen in entgegengesetzter Richtung an demselben Organ auf und die Winkel, unter denen die verschiedenen Organe aus ihren Mutterorganen hervorwachsen, sind nur noch durch innere Kräfte bestimmt. In ganz ähnlicher Weise können übrigens auch die vom Licht bewirkten sogenannten heliotropischen Krümmungen durch beständige Drehung der Lichtquelle gegenüber beseitigt werden.

Verhältnissmäßig wenig ist bisher über den Einfluss der **Elektricität** auf das Pflanzenleben bekannt.[11]) — Auf experimentellem Wege hat man sich vorwiegend mit der Wirkung von Induktionsschlägen auf das Protoplasma und auf die reizbar beweglichen Blattgebilde mancher Pflanzen beschäftigt, ohne dass die gewonnenen Resultate eine tiefere Einsicht in das Wesen der Pflanzen eröffnet hätten. Im Allgemeinen lässt sich nur sagen, dass sehr schwache constante Ströme oder Induktionsschläge während kurzer Beobachtungszeiten keine sichtbaren Effekte am Protoplasma hervorbringen, dass dagegen bei einer gewissen Stärke der ersteren Störungen am Protoplasma auftreten, die den durch hohe Temperatur bewirkten ähnlich sind und dass bei einer noch weiter gehenden Steigerung der Stromstärke das Protoplasma getödtet wird. Auf die reizbaren Organe der Mimosenblätter, der Staubfäden von Berberis, Centaurea u. a. wirken schwächere Induktionsschläge wie Erschütterung oder Berührung, d. h. die Organe machen die bei solchen Eingriffen entsprechenden Bewegungen. Ich fand, dass constante Ströme vom Fruchtknoten aus in die Blüthe von Berberis eintretend die Staubgefäße zu Reizbewegungen veranlassen, wogegen gleiche Ströme in der entgegengesetzten Richtung wirkungslos bleiben. — Dass auch im normalen Leben der Pflanze selbst elektromotorische Einrichtungen gegeben sind, lässt sich zum Theil direkt beweisen, zum Theil aus allgemeineren Gründen vermuthen; festgestellt wurde z. B. dass jede Wasserbewegung im Gewebe, selbst im Holzkörper mit, wenn auch schwachen, elektrischen Erregungen verbunden ist, die auch dann eintreten, wenn durch bloße passive Biegung eines Pflanzentheiles oder durch Reizbewegungen an einem solchen Wasserverschiebungen im Gewebe veranlasst werden, — Vorgänge, auf die wir geeigneten Ortes noch ausführlicher zu reden kommen. Außerdem dürfen wir aber annehmen, dass die

in den Pflanzen beständig stattfindenden chemischen Processe der Ernährung, der Molekularbewegung bei dem Wachsthum und der Wanderung der Säfte sämmtlich mit elektrischen Erregungen verschiedener Art verbunden sind, ohne dass es bis jetzt gelungen wäre, dieselben experimentell nachzuweisen. Auch dürfen wir vermuthen, dass im gewöhnlichen Leben, zumal der Landpflanzen, durch die beständig wechselnden elektrischen Spannungsdifferenzen zwischen Atmosphäre und Erdboden Ausgleichungen durch den Pflanzenkörper selbst stattfinden; die im Boden eingewurzelte Landpflanze bietet mit ihren Zweigen der Luft eine große Oberfläche dar, noch inniger stehen die Wurzeln mit dem feuchten Erdreich in Berührung und die ganze Pflanze ist mit Säften erfüllt, welche die Elektricität leiten und von Strömen zersetzt werden. Bei einer derartigen Einrichtung ist es kaum anders möglich, als dass die elektrischen Spannungen zwischen Atmosphäre und Erdkörper sich durch die Pflanze selbst ausgleichen. Ob dies jedoch auf die Vegetationsprocesse begünstigend wirkt, ist bisher ebenfalls noch nicht wissenschaftlich untersucht, denn was man gelegentlich über Experimente in diesem Sinne liest, kann auf ernste Beachtung kaum Anspruch machen.

Genauer und tiefer in das Wesen der Sache eindringende Kenntnisse besitzen wir dagegen von der Wirkung der chemischen Kräfte in der Pflanze. Unter den sehr zahlreichen **chemischen Elementen** des Erdkörpers sind es nur wenige, welche entweder im elementaren Zustand, wie der Sauerstoff der Luft, oder in Form einfachster Verbindungen, wie die Kohlensäure und das Wasser, oder endlich in Form von Salzen von außen her in den Pflanzenkörper eintreten, in demselben Zersetzungen erfahren, neue chemische Verbindungen erzeugen, aus denen die organisirbare Pflanzensubstanz selbst hervorgeht. Es ist die Aufgabe der Ernährungslehre, diese Processe im Einzelnen zu studiren, hier soll auf dieselben nur insofern hingewiesen werden, als auch in ihnen äußere Bedingungen des Pflanzenlebens gegeben sind. Wenn von den zur Ernährung nöthigen Elementen auch nur ein einziges gelegentlich fehlt oder in allzu geringer Menge vorhanden ist, so kann eine Pflanze an dem betreffenden Orte sich nicht ernähren, auf die Dauer also auch nicht leben. Das Gedeihen jeder Pflanze hängt also davon ab, dass alle dem Leben dienenden Elemente in den entsprechenden chemischen Verbindungen vorhanden und der Pflanze zugänglich sind. Dass beinahe die ganze Erdoberfläche mit Pflanzenwuchs bedeckt ist und auch die Gewässer und das Meer von Pflanzen wimmeln, kommt eben daher, dass fast überall die dem Leben dienenden, wenigen Stoffe in den nöthigen Verbindungen vorhanden sind, oder wie wir auch sagen können, die Pflanzen bauen sich aus denjenigen chemischen Verbindungen auf, welche fast aller Orten an der Erdoberfläche in Masse vorhanden sind. Abgesehen von dem Sauerstoff, der Kohlensäure und dem Wasser sind es eine geringe Anzahl von Salzen: Salpetersaures Kalium (Chlor-

natrium), schwefelsaures und phosphorsaures Calcium und Magnesium und Eisenverbindungen, welche, wie wir wissen, zur Ernährung einer jeden Pflanze ausreichen, aber auch absolut unentbehrlich sind; diese chemischen Verbindungen aber finden sich fast überall beisammen, wenn auch in den mannigfaltigsten quantitativen Mischungsverhältnissen, welche auf das mehr oder minder gute Gedeihen der Pflanzen von Einfluss sind und daher ihre Verbreitung mitbestimmen. Um in dieser Beziehung nur einiges hervorzuheben, sind es besondere Arten von Pflanzen, welche bloß im süßen Wasser und andere, welche nur im Meerwasser gedeihen; zahlreiche bestimmte Landpflanzen wachsen nur in der Nähe des Meeres oder in der Umgebung salziger Quellen oder auf dem salzhaltigen Boden ausgetrockneter Meere an Orten, welche reich an Kochsalz sind, von denen sich aber andere Pflanzen als ihnen unzuträglich zurückziehen. Ganz entscheidend für die Möglichkeit der Vegetation ist das Vorhandensein oder Fehlen des Wassers an einem gegebenen Orte. Die Wüsten Asiens und Afrikas verdanken ihre Vegetationsarmuth wesentlich der dort herrschenden Trockenheit, denn um jede auch in der Wüste gelegentlich vorkommende Quelle entwickelt sich eine üppige Oase von Pflanzenwuchs, weil eben alle übrigen Nahrungsstoffe ohnehin auch im Wüstensand und dem Quellwasser vorhanden sind. Das Wasser wirkt aber auch bestimmend ein auf die gesammte Organisation der Pflanzen: dass untergetauchte und schwimmende Wasserpflanzen im Allgemeinen anders aussehen und von zarterer, einfacherer Struktur sind als die Landpflanzen, fällt jedem Beobachter sofort auf. Um nur einen Punkt etwas näher zu betonen, leuchtet von vornherein ein, dass Landpflanzen, deren große grüne Laubflächen in trockener Luft sich ausbreiten, um unter dem Einfluss des Sonnenlichtes durch Assimilation Pflanzensubstanz zu erzeugen, genöthigt sind, die bei diesem Process mitwirkenden Salze des Bodens nicht nur durch Wurzeln aufzunehmen, sondern auch in die assimilirenden Blätter hinaufzutransportiren. Dies geschieht aber durch einen von den Wurzeln durch den Stamm und die Äste in die Blätter hinaufsteigenden Wasserstrom, welcher durch die beständige Verdunstung aus den Blättern unterhalten wird. Dieser aufsteigende Wasserstrom aber bedarf eines besonderen Organes, in welchem er sich bewegt, und dieses ist der Holzkörper; er bedarf eines reich entwickelten Wurzelsystems, welches die geringen Feuchtigkeitsmengen des wasserarmen Bodens aufsammelt u.s.w. Diese Einrichtungen, wie sofort einleuchtet, sind bei einer untergetauchten Wasserpflanze überflüssig, ihr fehlt daher das eigentliche Holz und ihre Wurzeln sind unbedeutend im Vergleich zu denen einer Landpflanze. Es bedarf kaum einer besonderen Erwähnung, dass in der angedeuteten Beziehung die mannigfaltigsten Zwischenformen vorhanden sind, die noch dadurch mannigfaltiger werden, dass die Natur ihre Zwecke gewöhnlich durch sehr verschiedene Mittel zu erreichen weiß. Unter Bedingungen z. B., wo die Transpiration der Blätter allzu ausgiebig wird, er-

scheinen Formen ohne Blätter, wie die Mehrzahl der Cactusarter
ähnlich geformter Euphorbiaceen und Stapelien, oder Formen mit c
saftigen Blättern wie die Crassulaceen, bei denen die Transpiration
falls nur sehr gering ist, oder endlich holzige Sträucher mit wenige
kleinen Blättchen. Aber gerade die interessantesten und lehrreichste
richtungen, die hier sich darbieten würden, müssen, weil sie eine zu
läufige Beschreibung erfordern würden, einstweilen übergangen wer

Wie den kosmischen und überhaupt unorganischen Einflüssen g
über befinden sich aber die Pflanzen auch vielfach anderen Pflanze
Thieren gegenüber in einem Verhältniss der Abhängigkeit, wobei sie
der in der Weise reagiren, dass ihre äußere Körperform und innere
nisation in mannigfaltigster Weise verändert wird. Sehr auffallend
sich dies im Leben der Schmarotzerpflanzen geltend: wenn sie ih
sammte Nahrung aus anderen Pflanzen, zuweilen selbst aus Thiere
saugen, bedürfen sie selbst der chlorophyllhaltigen Blätter nicht;
fehlen ihnen daher und dementsprechend ist nach dem früher Ge
auch die Holzbildung unterdrückt: die Mehrzahl der Schmarotzer
massive, parenchymreiche, flächenarme Gewebemassen, deren fremda
Habitus auch dem Nichtbotaniker aufzufallen pflegt, ganz zu schweige
den weiteren Abnormitäten, besonders der Sexualorgane, die aus
Parasitismus entspringen. Andrerseits kann aber auch die chloro
haltige, sich selbst ernährende Pflanze durch Schmarotzerpflanzen nic
in ihrer Kraft geschwächt, sondern auch in ihrer Form verändert we
wofür die von Pilzen befallene Wolfsmilch, ebenso wie die sogena
Hexenbesen (durch Pilze veränderte Tannenzweige) wohl bekannte
spiele darbieten. Hier schließen sich auch die Gallenbildungen an: c
den von Insekten während ihrer Entwicklung im Innern des Pflanze
pers ausgeübten Reiz können wachsende Pflanzentheile in monströsen
men sich entwickeln oder es wachsen Körper von ganz besonderer, s
bestimmter Form aus ihnen hervor, wobei die Thatsache von ganz b
sonderem Interesse ist, dass die Qualität dieser Gallen an derselben Pf
ganz vorwiegend von der specifischen Eigenart des Thieres abhängt,
ches durch seinen Reiz die Gallenbildung hervorruft: auf unseren E
allein entstehen mehr als ein Dutzend verschiedener Gallenformen c
verschiedene Insekten. Indessen sind dies, wenn auch sehr häufig
doch mehr vereinzelte und zufällige Vorkommnisse; die merkwürdigst
großartigste Abhängigkeit gerade der hochorganisirten Blüthenpflanze
den Insekten macht sich in den von Conrad Sprengel 1794 entdeckten
richtungen der Blüthen geltend. Sprengel zeigte schon damals, dass
schöngeformten und gefärbten und riechenden Blüthen in ihren gesam
Gestaltungsverhältnissen darauf berechnet sind, durch Insekten vo
stimmter Form und Größe ihres Nektars wegen besucht zu werden, v
diese Thiere den befruchtenden Blüthenstaub aus den Antheren au

Narben anderer Blüthen derselben Art übertragen. Da nur in diesem Falle die Samenbildung eine vollkommene ist, so hängt die Fortpflanzung dieser Gewächse von dem Insektenbesuch ab, so wie andrerseits wieder die gesammte Existenz der betreffenden Insekten durch die Blüthen dieser Pflanzen bedingt ist.

Schon diese kleine Auswahl wird zur Genüge zeigen, wie das gesammte Leben einer Pflanze nicht nur betreffs seiner Entstehung, sondern auch seiner Erhaltung im weitesten Sinne des Wortes von äußeren Einwirkungen der mannigfaltigsten Art abhängt. Es wäre jedoch unrichtig, zu glauben, dass die Pflanzenwelt als solche oder eine einzelne Pflanzenform zu jeder beliebigen Zeit durch diese äußeren Ursachen ins Leben gerufen werden können. Alles, was wir hier betrachtet haben, sind eben nur Reaktionen der schon vorhandenen Pflanzensubstanz gegen äußere Einwirkungen auf dieselbe; die Art, wie diese Reaktionen zu Tage treten, hängt aber eben von der Natur der gegebenen Pflanze ab und eine weitere Aufgabe der Physiologie und zwar die schwierigere liegt in der Erforschung dieser innersten Natur der Pflanze, durch welche sie zu jenen Reaktionen befähigt ist.

Anmerkungen zur XII. Vorlesung.

1) Eine zusammenfassende Darstellung der Wirkungen der Wärme auf die Vegetation mit ausführlicher Berücksichtigung der Literatur bis zum Jahre 1865 habe ich in meinem »Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen, Leipzig 1865« pag. 47—68 gegeben, genaueres über das Erfrieren sodann in meinem »Lehrbuch der Botanik, 1868« pag. 562 nachgetragen. Vgl. auch die folgenden Auflagen dieses Buches.

2) Über die obere und untere Temperaturgrenze der Vegetation vgl. meine Abhandlungen in der »Regensburger Flora« 1863, »Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane« pag. 449 ff. und »Flora 1864«: »Über die Temperaturgrenzen der Vegetation« pag. 8 und ferner ebendaselbst »Über den Einfluss der Temperatur auf das Ergrünen der Blätter« pag. 497. — Weiteres hierher Gehörige findet sich in meiner Abhandlung: »Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur« Jahrbücher für wiss. Bot. Bd. II. 1860 pag. 338.

3) Über das Erfrieren der Pflanzen ist zu vergleichen: »SACHS, Krystallbildungen bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute bei dem Aufthauen saftiger Pflanzentheile« in den Berichten der kgl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften, Februar 1860, wo ich zuerst das Austreten des krystallisirenden Wassers aus den Zellen beschrieben habe. — In den »Untersuchungen über das Erfrieren der Pfanzen« im 5. Heft der Zeitschrift: »Die landwirthschaftlichen Versuchsstationen« Dresden 1860 gab ich eine Theorie des Erfrierens, an welche alle neueren Untersuchungen in dieser Richtung angeknüpft haben. Verbessert wurde dieselbe in meinem »Lehrbuch der Botanik« 1868—1874. — Werthvolle, weitere Untersuchungen

machte MÜLLER (Thurgau), »Landwirthschaftliche Jahrbücher« herausgegeben von TH Berlin 1880.

4) In meiner Abhandlung: »Physiologische Untersuchungen über d Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur« in den »Jahrbüchern f wiss. Bot.« 1860 habe ich zuerst gezeigt, dass das Wachsthum der Wurzeln und Spros oberhalb einer Optimaltemperatur wieder verlangsamt wird, also durch eine von d Abscissenlinie zuerst aufsteigende und dann wieder zu ihr zurückkehrende Curve si darstellen lässt, während man bis dahin, zumal auch BOUSSINGAULT, einfache Propo tionalität zwischen Temperatur und Wachsthum angenommen hatte. Auch war ich d erste, der dort gegen die gänzlich widersinnige Anwendung der sogenannten Temperatu summen in ihrer Beziehung zur Vegetationsdauer entschiedenen Protest erhob. — Da die Form einer aufsteigenden und zur Abscisse zurückkehrenden Curve auch für and Abhängigkeitsverhältnisse der Pflanzen von äußeren Einwirkungen Geltung habe, wur später von mir und anderen Beobachtern weiter constatirt. In seiner Allgemeinheit dieses Gesetz aber in unserer Vorlesung zuerst ausgesprochen.

5) Über die Einwirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf die Assimilation v meine Abhandlung in »Bot. Zeitung« 1864 pag. 353 ff., wo die ältere, bis dahin so gut w gar nicht beachtete Literatur zusammengestellt ist. — Weitere in meinem Laboratoriu angestellte Untersuchungen gab PFEFFER in: »SACHS, Arbeiten des bot. Inst. in Wzbg Bd. I. pag. 1 heraus. — Irrthümer anderer Beobachter über diese Frage wies ich zurü ebendaselbst Bd. I. pag. 276 in der Abhandlung: »Die Pflanze und das Auge a verschiedene Reagentien für das Licht.« Hier habe ich noch zu bemerke dass der im Text gebrauchte richtige Ausdruck für die Abhängigkeit der Sauersto ausscheidung vom farbigen Licht, nämlich als Abhängigkeit von der Wellenlänge, zuer von mir aufgestellt worden ist in der III. Auflage meines Lehrbuches 1873 und in de IV. Auflage 1874 pag. 718, was PFEFFER in seiner Pflanzenphysiologie pag. 212 zu citire vergessen hat.

6) Die erste ausführliche Untersuchung über das sogenannte Etiolement der Pfla zen gab ich in meiner Abhandlung: »Über den Einfluss des Tageslichts a Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane« in »Bo Zeitung 1863« und ferner in der Abhandlung: »Wirkung des Lichts auf die Blüthe bildung unter Vermittlung der Laubblätter« »Bot. Zeitung 1865« pag. 117 heraus.

7) Man vergleiche hierüber die von KARL WEBER in meinem Laboratorium ausg führte Untersuchung: »Über specifische Assimilationsenergie« in »Arbeit des bot. Inst. in Wzbg.« Bd. II. pag. 346.

8) Die älteren, zum großen Theil durchaus unrichtigen Ansichten über die tägli Periodicität des Längenwachsthums habe ich kritisch gesichtet und durch eigene Beo achtungen berichtigt in meiner Abhandlung: Über den Einfluss der Lufttemp ratur und des Tageslichtes auf die stündlichen und täglichen Aend rungen des Längenwachsthums« in »SACHS, Arbeiten des bot. Inst. in Wzbg Bd. I. pag. 99.

9) Meine in diesem Buch vertretenen Ansichten über den Geotropismus basire auf folgenden Abhandlungen von mir, nämlich: »Längenwachsthum der Ober und Unterseite horizontal gelegter sich aufwärts krümmender Spross in »Arbeiten des bot. Inst. in Wzbg.« Bd. I. pag. 193; ferner: »Über das Wachs thum der Haupt- und Nebenwurzeln« ebenda pag. 385 und 584, wo ich auc zuerst gezeigt habe, dass schief zum Horizont wachsende Organe wie Nebenwurzel geotropisch sind, was später von ELFVING auch für horizontale, unterirdische Stolone nachgewiesen wurde. — Über den Geotropismus der Sprossaxen schrieb ich in

»Flora 1873« pag. 321 den Aufsatz: »Über Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel«, ein kurzes Referat über eine sehr langwierige Untersuchung. — Ferner sind über dieses Thema zu vergleichen meine Abhandlungen: »Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen« und ferner »Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile« in den »Arbeiten des bot. Inst. Bd. II. Speciell will ich hier auf die Schlussbemerkungen in dem letztgenannten Aufsatz hinweisen.

10) Dass es des von Knight 1806 durch rasche Rotation allerdings zuerst geführten Beweises für den Einfluss der Schwerkraft auf die Pflanzen nicht bedurft hätte, da man aus den alltäglichen Beobachtungen, wie ich sie im Text angedeutet habe, mit derselben Sicherheit den gleichen Schluss ziehen muss, habe ich zuerst in meinem: »Handbuch der Experimental-Physiologie« 1865 pag. 100 hervorgehoben.

11) Was bis zum Jahre 1865 über elektromotorische Einrichtungen und elektrische Einwirkungen an Pflanzen bekannt war, habe ich in der »Experimental-Physiologie« 1865 pag. 74 zusammengestellt. — Später machte Kunkel in meinem Laboratorium und auf meine Veranlassung Untersuchungen über die elektromotorischen Wirkungen und das elektrische Leitungsvermögen lebender Pflanzentheile: »Arbeiten des bot. Inst. in Wzbg.« Bd. II. pag. 1 und pag. 333.

XIII. Vorlesung.

Molekularstruktur der Pflanzen und ihre physiologische Bedeutung.

Die gröberen Strukturverhältnisse der Pflanzen, wie sie mit unbewaffnetem Auge als äußere Gestalt derselben wahrgenommen werden und ebenso die mikroskopisch sichtbare Struktur wurde in früheren Vorlesungen behandelt und gelegentlich auch schon darauf hingewiesen, dass die Erklärung der Lebenserscheinungen, also die physiologische Forschung, sich mit der Kenntniss dieser sichtbaren Strukturverhältnisse nicht begnügen kann, dass wir vielmehr genöthigt sind, uns auch bestimmtere Vorstellungen von den nicht mehr sichtbaren, auch bei den stärksten mikroskopischen Vergrößerungen nicht mehr wahrnehmbaren Strukturverhältnissen zu machen. Hier soll nunmehr versucht werden, vorbereitend für das später zu Sagende, einige der wichtigsten und allgemeinsten Ergebnisse der Forschung in letzterer Richtung hervorzuheben. Es handelt sich darum, aus den sinnlich wahrnehmbaren Erscheinungen Schlüsse zu ziehen, welche uns von den nicht mehr sinnlich wahrnehmbaren Strukturverhältnissen eine gewisse Auskunft geben. In solchen Fällen ist es immer gerathen, nicht Schlüsse auf Schlüsse und Hypothesen auf Hypothesen zu bauen, sondern aus den sicher festgestellten Thatsachen nur die nächstliegenden Folgerungen zu ziehen. Zugleich wird es gut sein, zur besseren Orientirung für diejenigen, die in naturwissenschaftlichen Dingen nicht ganz zu Hause sind, etwas weiter als nöthig scheinen könnte, auszuholen.

Nicht nur die physiologische, sondern auch die physikalische und chemische Forschung hat sich längst genöthigt gesehen, sich gewisse Vorstellungen über die feinste unsichtbare Struktur der Körper zu bilden, um so bestimmtere Einsicht in die Naturvorgänge zu gewinnen. In der Chemie geschieht dies durch die Voraussetzung von der Existenz der Atome, der untheilbaren, kleinsten Stoffmassen, an denen die chemischen Kräfte haften. Man denkt sich, dass die chemischen Eigenschaften eines Elementarstoffes, z. B. des Wasserstoffes, des Sauerstoffes, des Kaliums, des Phosphors u.s.w.,

auch an Atomen dieser Substanzen noch vorhanden sind. Gewisse Erscheinungen auf chemischem Gebiet nöthigen jedoch zu der Annahme, dass zwei oder mehr Atome eines Elementes unter einander in nähere Verbindung treten können, die man als ein Molekül bezeichnet; chemische Verbindungen verschiedener Elemente müssen nothwendig immer aus zwei oder mehreren Atomen zusammengesetzt sein, daher immer Moleküle bilden. Ein Molekül ist also nach Ansicht der Chemiker die kleinste denkbare Masse einer chemischen Verbindung, denn würde das Molekül noch weiter zerspalten, so würde nothwendig die chemische Natur des Objektes verändert, weil die Verbindung der verschiedenartigen Atome gelöst werden müsste. So besteht z. B. das Kohlensäuregas aus Molekülen, deren jedes aus einem Atom Kohlenstoff und zwei Atomen Sauerstoff zusammengesetzt ist; ebenso das Wasser aus Molekülen, deren jedes aus zwei Atomen Wasserstoff und einem Atom Sauerstoff besteht. Complicirter sind die Moleküle der meisten anderen unorganischen Verbindungen z. B. des Kalisalpeters, dessen Molekül aus einem Atom Kalium, einem Atom Stickstoff und drei Atomen Sauerstoff besteht. Noch viel verwickelter aber ist die Zusammensetzung der organischen, durch die Pflanzen erzeugten chemischen Verbindungen zu denken: sie enthalten sämmtlich Kohlenstoff und Wasserstoff, gewöhnlich auch Sauerstoff, und die wichtigsten aller organischen Verbindungen, die Eiweißsubstanzen, enthalten außerdem noch Stickstoff und Schwefel und zwar so, dass in einem Molekül Dutzende oder selbst Hunderte von Atomen der genannten Elemente mit einander verbunden sind. Aus solchen vielatomigen chemischen Verbindungen besteht nun vorwiegend der Pflanzenkörper; der Zellstoff des festen Pflanzengerüstes, das Protoplasma und die Kernsubstanz, besteht aus Molekülen, deren jedes sehr zahlreiche Atome von drei, vier oder fünf Elementen enthält. Schon auf rein chemischem Gebiet findet man sich aber veranlasst, zur Erklärung gewisser Erscheinungen anzunehmen, dass vielatomige Moleküle unter sich zu engeren Molekülverbindungen zusammentreten können und dass auf diese Weise neue chemische Eigenschaften entstehen, welche den einzelnen Molekülen nicht zukommen.

An die chemischen Vorgänge im engeren Sinne des Wortes schließen sich nun andere Naturerscheinungen an, bei denen es sich nicht mehr bloß um chemische Veränderungen, sondern auch um räumliche Bewegungen ganz anderer Art handelt. Dahin gehören einerseits die Bewegungen der Moleküle, welche einen gelösten oder geschmolzenen Körper bei seinem Festwerden als einen Krystall von bestimmter Gestalt erscheinen lassen und ebenso diejenigen Bewegungen, durch welche ein Krystall durch ein Lösungsmittel oder durch Schmelzung wieder in seine einzelnen Moleküle aufgelöst wird, ferner das Eindringen des Wassers in die organisirten Körper und die dadurch bewirkten Volumenveränderungen und zahlreiche andere Erscheinungen. Auf diese letzteren, dem Molekulargebiet angehörenden Vorgänge kommt es uns nun hier besonders an. Es zeigt sich

nämlich, dass zur Erklärung der meisten Lebensvorgänge die Annahme der Atome und chemischen Moleküle nicht mehr genügt, dass man vielmehr genöthigt ist, Verbindungen von Molekülen anzunehmen, welche in sehr großer Anzahl kleine noch immer mikroskopisch unsichtbare Stückchen oder Micellen (NÄGELI) darstellen, deren Zusammenordnung gewisse ganz besondere Eigenschaften der organisirten Körper hervorruft.[1])

Krystalle sind in Wasser entweder löslich oder sie sind es nicht; im letzteren Falle vermag das Wasser, welches den Krystall berührt, trotz der Anziehungskraft, welche zwischen beiden vorhanden ist, doch keine Moleküle abzureißen, aber das Gefüge des unlöslichen Krystalls hindert auch das Eindringen von Wassermolekülen in das Innere desselben. Ist aber der Krystall wie z. B. ein Kochsalzwürfel in Wasser löslich, so bewirkt die Anziehung zwischen beiden Substanzen, dass von der Krystalloberfläche Moleküle abgerissen werden und zwischen die Moleküle des Wassers sich einschieben. Dadurch kommen tiefer liegende Moleküle des Salzes mit dem Wasser in Berührung und erfahren in diesem dasselbe Schicksal solange, bis der ganze Krystall in seine Moleküle aufgelöst ist, die sich nun innerhalb der Wassermasse fortbewegen und zwar dauert diese Bewegung solange, bis eine vollkommen gleichmäßige Vertheilung der Salzmoleküle in der Wassermasse eingetreten ist. Mit Erreichung dieses Gleichgewichtszustandes, wo jedes Salzmolekül mit ebensoviel Wassermolekülen umgeben ist wie jedes andere innerhalb derselben Lösung, tritt nunmehr relative Ruhe ein. Hätte sich statt des Kochsalzes z. B. ein kleines Stück Jod auf dem Boden eines großen mit Wasser gefüllten Gefäßes befunden, so würde sich in demselben Sinne eine wässerige Jodlösung gebildet haben, an deren gleichmäßiger Färbung auch die gleichmäßige Vertheilung der Jodmoleküle im Wasser sofort zu erkennen wäre. Diesen Gleichgewichtszustand aber würde man sofort in einen Bewegungszustand überführen können, wenn man in den oberen Theil der Lösung einen mit Stärkemehl gefüllten Beutel aufhinge; dann würden die unmittelbar mit der Stärke in Berührung kommenden Jodmoleküle in die Stärkekörner eindringen, wodurch den entfernteren Jodmolekülen Gelegenheit gegeben würde, sich ebenfalls nach der Stärke hinzubewegen und dieser Vorgang würde solange dauern, bis alle Jodmoleküle, auch die entferntesten, vom Grunde des Gefäßes auf bis hinauf zu dem Stärkebeutel, also der Richtung der Schwerkraft entgegengewandert wären.

Ganz anders als unlösliche oder lösliche Krystalle verhalten sich dem Wasser gegenüber organisirte Körper, zu denen wir, soweit es die Pflanzen betrifft, die Zellhäute, das Protoplasma mit dem Zellkern, die Stärkekörner und die sogenannten Krystalloide rechnen dürfen. Wird ein trockener derartiger Körper in Wasser gelegt, so vergrößert sich sein Volumen je nach Umständen mehr oder weniger, dabei verändert sich die Consistenz des Körpers: vorher hart und brüchig wird er nunmehr weich und geschmeidig.

Eine nähere Untersuchung ergiebt sofort, dass die Volumenzunahme, welche der im Wasser aufgequollene Körper erfahren hat, fast genau so groß ist wie das Volumen des Wassers, welches er in sich aufgesogen hat; wird dieses sogenannte imbibirte Wasser durch Verdunstung oder durch andere Wasser entziehende Mittel z. B. durch absoluten Alkohol dem gequollenen Körper wieder entzogen, so schwindet sein Volumen wieder, bis es die ursprüngliche Größe erreicht hat. Auch zwischen dem quellungsfähigen, organisirten Körper und dem Wasser besteht gegenseitige Anziehung wie zwischen Wasser und einem löslichen Krystall: der große Unterschied zwischen beiden aber liegt darin, dass die Moleküle des letzteren sich von einander abtrennen und zwischen die Moleküle des Wassers sich vertheilen, so dass der feste Körper als solcher verschwindet; dagegen dringt bei der Quellung eines organisirten Körpers das Wasser zwischen die Micellen des letzteren ein, ohne dass diese ihren Zusammenhang vollständig verlieren, sie weichen nur weiter von einander oder besser, sie werden durch das eindringende Wasser mit Gewalt aus einander geschoben. Dieser Vorgang der Quellung ist auch etwas ganz anderes als etwa das Eindringen des Wassers in einen porösen, nicht organisirten Körper z. B. in trockenen Gyps[2]) oder in einen Haufen Sand u. dgl.; in diesen Fällen dringt das Wasser in Hohlräume ein, in sichtbar und unsichtbar kleine Poren, welche vorher mit Luft erfüllt waren, die nun von dem eindringenden Wasser mit Gewalt verdrängt wird; dabei findet kein Auseinanderschieben der festen Theile statt, wie ohne Weiteres daraus hervorgeht, dass das Volumen des porösen Körpers durch eindringendes Wasser nicht merklich vergrößert wird.

Der Hauptpunkt bei der Quellung eines organisirten Körpers, auf den vor Allem Nachdruck gelegt werden muss, ist die aus dem Gesagten folgende Thatsache, dass das eindringende Imbibitionswasser eben nicht in präformirte Hohlräume oder Poren eintritt, dass vielmehr das eindringende Wasser genöthigt ist, die kleinen Theile (Micellen) des quellungsfähigen Körpers auseinander zu schieben, wie eben aus der Volumenzunahme ohne Weiteres erkannt wird. Organisirte Körper sind also nicht porös im gewöhnlichen Sinne des Wortes, das Eindringen des Wassers in dieselben geschieht nicht durch sogenannte Capillarität. Ein zweiter Punkt von hervorragendster Wichtigkeit bei den Quellungserscheinungen der organisirten Körper betrifft die außerordentlich große Gewalt, womit das Wasser eindringt und die festen Theile auseinander schiebt, wie z. B. daraus erkannt werden kann, dass trockene Holzkeile in Granitblöcke eingetrieben und dann befeuchtet sich mit so großer Gewalt ausdehnen, dass das Gestein zerspalten wird; auch die Unmöglichkeit, durch die allergrößten Druckkräfte das Wasser aus gequollenen Pflanzenzellhäuten vollständig auszupressen, zeigt, mit welch' großer Gewalt die Wassermoleküle zwischen denen der Zellhaut festgehalten werden und giebt ein Maß von der Gewalt, womit sie

in die trockene Haut eingedrungen sind. Wir werden bei der Theorie de
Wasserbewegung von dieser Thatsache Gebrauch machen, die uns alle
derjenigen Schwierigkeiten enthebt, die man früher geltend machte. Auc
die fernere Thatsache, dass imbibitionsfähige Körper, wie trockene Zell
wände und Stärkekörner, den Wasserdampf aus der umgebenden Luft con
densiren und zwar bis zu dem Grade, dass sie ganz oder fast ganz m
Wasser gesättigt oder gequollen sind, kann für die Größe der Anziehungs
kraft zwischen Wassermolekülen und diesen organisirten Körpern gelten
gemacht werden. Dies sind jedoch nur beiläufige Erscheinungen: ein Ma
für die ungeheure Größe der hier in Betracht kommenden Kräfte gewinn
man erst durch die Kenntniss der Thatsache, dass bei dem Eindringen de
Wassers in trockene Stärkekörner[3]) eine Erwärmung um mehrere Grad
Celsius stattfindet. Diese Thatsache ist nämlich kaum anders denkbar al
durch die Annahme, dass das eindringende Wasser verdichtet wird und
dementsprechend eine Erwärmung erfolgt. Da nun aber eine Zusammen-
drückung des Wassers, durch welche auch nur ein Grad Erwärmung be-
wirkt wird, schon viele Hundert Atmosphären Druck erfordert, so gelangt
man zu dem Schlusse, dass die Zusammendrückung des Wassers, indem es
die Theile des imbibirenden Körpers auseinander drängt, einem Druck von
vielen Hundert Atmosphären gleich sein muss.

Quellungsfähige, organische Körper können aber nicht bloß reines
Wasser, sondern auch wässerige Lösungen in sich aufsaugen, wobei jedoch
besondere Erscheinungen auftreten. Es kommt nämlich ganz auf die Natur
der im Wasser vertheilten Atome der Lösung einerseits und andrerseits auf
den quellungsfähigen Körper an, in wie großer Menge dieselben mit dem
Wasser zugleich zwischen die Theilchen des letzteren eindringen. In vielen
Fällen nimmt quellende Zellwand aus einer ziemlich concentrirten Salz-
lösung eine größere Menge von Wasser, aber eine kleinere Quantität des
gelösten Stoffes auf, als der Concentration der Lösung entspricht. Aus ge-
wissen Erscheinungen, die wir später näher ins Auge fassen werden, folgt,
dass lebendiges Protoplasma aus gewissen Lösungen überhaupt nur reines
Wasser aufsaugt und den gelösten Stoff zurücklässt. In anderen Fällen da-
gegen saugt der quellungsfähige Körper ein weit größeres Quantum des
aufgelösten Stoffes, als dem Procentsatz der Lösung entspricht, in sich auf;
besonders auffallend geschieht dies bei manchen färbenden Substanzen,
die, zumal von aus Eiweiß bestehenden Körpern wie todtem Protoplasma
und Krystalloiden, so stark angezogen werden, dass diese Körper sich in-
tensiv und dunkel färben, auch wenn die Lösung selbst nur wenig Farbstoff
enthält und sehr hell gefärbt ist.

Je nach Umständen kommen nun die verschiedenen hier kurz ange-
deuteten Erscheinungen der Quellung für die Lebenserscheinungen der
Pflanzen als maßgebend in Betracht: die Volumenveränderungen, welche
zumal Zellhäute durch Imbibition und Austrocknung erfahren, können z

ıannigfaltigen Bewegungen auch abgestorbener Gewebemassen oder einelner Zellen Veranlassung geben: das Aufspringen kapselartiger, trockener 'rüchte zum Zweck der Ausstreuung ihrer Samenkörner wird im Allgemeien dadurch verursacht, dass bei dem Austrocknen der Fruchtwandungen ntweder die Außen- oder die Innenseite derselben relativ mehr Imbibiionswasser verliert, wodurch Krümmungen einzelner Theile der Fruchtwand und selbst Zerreißungen derselben verursacht werden. In manchen Fällen sind diese durch ungleichseitige Contraktion und Dilatation verursachten Krümmungen der Struktur der Organe entsprechend mit schraubenirmigen Windungen, mit Ein- und Aufrollungen bandartiger Theile verbunden. So trennt sich z. B. die fünftheilige Frucht von Erodium gruinum in fünf einzelne, je einen Samen umschließende Theile, deren jeder mit einer langen Granne besetzt ist, welch' letztere bei dem Austrocknen der Frucht sich schraubenförmig an ihrem unteren Ende dreht; wird dieses Organ befeuchtet, so streckt sich die Granne vollkommen gerade und die durch wechselndes Austrocknen und Nasswerden bewirkten sehr energichen Bewegungen verbunden mit verschiedenen Nebeneinrichtungen ühren schließlich zu dem Ergebniss, dass die Theilfrucht in die Erde sich inbohrt, um im nächsten Frühjahr dort zu keimen. Ähnlich verhalten sich lie Grannen mancher Gräser. Auch das sogenannte Werfen des Holzes bei tarker Austrocknung wird durch die ungleichmäßige Volumenänderung ei der Austrocknung, dem Verluste des Imbibitionswassers des Holzes, bevirkt und ebenso sind manche Bewegungen der Baumäste bei großer Kälte uf dasselbe Princip zurückzuführen, weil das Erstarren des Imbibitionsvassers zu Eis ganz wie Austrocknung wirkt und, wenn ungleichseitig an inem Aste auftretend, Krümmungen hervorrufen muss.

Die große Gewalt, womit das Wasser in die quellungsfähigen Zellen indringt, wird uns später, wie schon erwähnt, begreiflich machen, wie es len höchsten Bäumen gelingt, die großen Wassermassen, welche in ihren aubkronen verdunsten, von den Wurzeln aus durch den Stamm hinauf in lie Blätter zu befördern. Dabei kommt dann drittens in Betracht, dass die m Innern der Zellwände als Imbibitionswasser sich bewegende Flüssigkeit icht reines Wasser ist, sondern eine sehr verdünnte Lösung derjenigen Stoffe, welche die Wurzeln aus dem Boden aufnehmen, und um derentwillen lie ganze Wasserbewegung nach den Blättern hin, weil sie zur Assimilation n denselben nöthig sind, ins Werk gesetzt wird. Auch die Fortführung der n irgend einer Zelle entstandenen Stoffe nach benachbarten Zellen hin ann nur dadurch stattfinden, dass die Zellwände sowie die Protoplasmauskleidungen der Zellen im Stande sind, nicht bloß reines Wasser, sondern uch wässerige Lösungen zu imbibiren. Dieser Vorgang der Stoffbewegung on Zelle zu Zelle erfordert aber die Betrachtung einer weiteren complirteren, auf den bisher beschriebenen Vorgängen der Lösung und Quellung 'ruhenden Erscheinung, die man als Diosmose bezeichnet.

Verschließt man ein offenes, weites Glasrohr an der unteren Öffnung mit einer organischen Haut, gießt man in das Rohr ein Quantum einer Salzlösung und taucht man dasselbe in reines Wasser, so dringt dieses als Imbibitionswasser in die verschließende Haut, wird von den Salzmolekülen der Lösung im Rohr angezogen und dient zur Verdünnung dieser Lösung. Dauert dieser Process hinreichend lange, so tritt eine merkliche Volumenvermehrung im Innern des Glasrohres ein, die Flüssigkeit steigt in demselben und unter Umständen zu sehr beträchtlicher Höhe; die Ursache dieser Bewegung liegt in der Anziehung der Salztheilchen zu dem Wasser, welches von unten her die verschließende Haut durchtränkt. Diesen hier in schematischer Einfachheit beschriebenen Vorgang bezeichnet man als Endosmose. Unter Umständen kann dabei auch Exosmose stattfinden: ist die das Rohr verschließende Haut im Stande, die Salzlösung des Rohres in sich aufzunehmen, zu imbibiren, so bewirkt die Anziehung des äußeren Wassers, dass ein Theil der gelösten Salzmoleküle, welche in die Haut eingedrungen sind, zu dem Wasser hinausdiffundirt, während gleichzeitig ein größeres Quantum von Wassermolekülen durch die Haut hindurch zu der Salzlösung emporsteigt. Es hängt jedoch ganz von der Natur der betreffenden Haut und des gelösten Salzes ab, ob dasselbe durch Exosmose überhaupt austreten kann. Von hervorragendem Interesse sind also bei dem Vorgang der Diosmose besonders zwei Punkte: zunächst die Frage, ob durch eine gegebene Haut ein in Wasser gelöster Stoff hindurchdringen kann, und fürs zweite die Gewalt, womit das Wasser auf der einen Seite und die gelöste Substanz auf der anderen Seite der Haut einander anziehen. Davon nämlich hängt es ab, ob in der lebenden Pflanze ein gegebener Stoff aus einer Zelle in eine andere eindringen kann und mit welcher Gewalt Zellen im Stande sind, Wasser in sich aufzusaugen. Entsteht z. B. in irgend einer Zelle durch chemische Umsetzungen eine Verbindung von Atomen, welche nicht im Stande ist, durch das Protoplasma und die Zellwand in die benachbarten Zellen hinauszudiosmiren, so wird sich diese Lösung in der betreffenden Zelle anhäufen müssen, selbst eine hohe Concentration erreichen, ohne in die benachbarten Zellen einzudringen, andrerseits aber könnten chemische Verbindungen, welche in einem Zellgewebe enthalten sind, in irgend einer bestimmten Zelle sich in hohem Grade anhäufen, wenn sie in dieser letzteren eine Veränderung ihres Aggregatszustandes erleiden. Wird z. B. Zucker, der in eine Zelle eindringt, daselbst zur Bildung von Stärkekörnern benutzt, so kann immerfort neuer Zucker in diese Zelle eindringen, solange diese Veränderung stattfindet, und von diesem und ähnlichen Processen macht die Pflanze, wie wir später sehen werden, den ausgiebigsten Gebrauch. Die Vertheilung der verschiedenen chemischen Verbindungen im Gewebe der Pflanzen, ihre Wanderung auf weite Strecken hin, ihre Anhäufung in bestimmten Organen hängt von derartigen Vorgängen ab, auf die wir später in der Lehre von der Ernährung ausführlicher zurückkommen.

minder vielseitig und allgemein ist die Benutzung der Gewalt, Wasser auf endosmotischem Wege in die Zellen eindringt. Die ınächst hervorgerufene Erscheinung ist der sogenannte Turgor '), der jedoch ausschließlich nur in lebenden, noch mit Protoplasma ı Zellen auftreten kann. Eine derartige Zelle haben wir uns vorıls eine doppelwandige, allseitig geschlossene Blase: die äußere ht besteht aus Zellstoff, die innere, ihr ganz dicht anliegende ndschicht besteht aus Protoplasma und der innere Hohlraum ist ıungen (dem Zellsaft) gefüllt. Denken wir uns den einfachsten eine derartige Zelle im Wasser liegt: durch die im Zellsaft entalzmoleküle wird das in den Wandschichten enthaltene Imbibir angezogen und von außen her dringt ein gleiches Quantum in Wandschichten ein. Setzt sich dieser Vorgang längere Zeit fort, also nach und nach ein größeres Quantum von Wasser in den m der Zelle ein, was nur dadurch möglich ist, dass die doppelte in gleichem Maße ausgedehnt wird. Hört diese Ausdehnung endistet die Wandung dagegen Widerstand, so kann auch eine weiır von Wasser nach innen hin nicht mehr stattfinden. Die Zelle ich jetzt in dem Zustand des Turgors, d. h. die Wandschicht ist mit Gewalt eingedrungene Wasser gespannt und indem sie sich zusammenzuziehen versucht, übt sie auf die innere Flüssigkeit ck. Man beachte hierbei wohl den Hauptpunkt: die Kraft, womit ıng hinausgedrängt wird, entspringt aus der Anziehungskraft der gelösten Salze gegen das die Zelle umgebende Wasser und der k, welcher das weitere Eindringen von Wasser verhindert, wird Cohaesion und Elasticität der Zellwand geliefert. Dabei macht ıber noch eine ganz besonders zu beachtende Thatsache geltend. ›ffwand ist, wie aus zahlreichen Beobachtungen erkannt wird, venig dehnbar und sehr elastisch, also insofern geeignet, dem von wirkenden endosmotischen Druck zu widerstehen, allein diese ft der Zellstoffwand für sich allein würde keinen Turgor der Zelle n lassen, weil dieselbe in sehr hohem Grade filtrationsfähig ist, on innen her drückende Zellflüssigkeit würde durch die Zellstoffst bei ganz schwachem Druck wieder hinausgepresst werden und önnte ein merklicher Turgor auf diese Weise nicht entstehen. ch zeigt sich auch, dass alle bloß mit Zellstoffwand umkleideten . die Holzzellen nicht im Stande sind zu turgesciren. Nur solche o auf der Innenseite der Zellstoffwand ein Protoplasmaschlauch ngelagert ist, sind im Stande zu turgesciren. Die Protoplasmahaut rlaubt dem endosmotisch angezogenen Wasser zwar den Eintritt ftraum, sie ist aber in hohem Grade resistent gegen den Filtra-, der bei Vermehrung des Saftvolumens entsteht[5]). Gegenüber uck ist die Protoplasmahaut der Zellen undurchlässig, sie ergänzt

also die nöthigen Eigenschaften der Zellwand in der Weise, dass das endos motisch eingedrungene Wasser nicht wieder hinausgedrückt werden kan Oder mit anderen Worten: sowohl die Zellstoffwand wie die Protoplasma haut gestatten dem endosmotisch angezogenen Wasser den Eintritt in de Saftraum der Zelle, der sich in Folge dessen zu erweitern sucht; die Proto plasmahaut verhindert, dass in Folge dieses Druckes das Wasser wied hinausfiltrirt, die äußere Zellstoffhaut dagegen bildet eine feste, elastisch Widerlage, an welche die Protoplasmahaut durch den endosmotischen Druc angepresst wird, und von der Dehnbarkeit und Elasticität der Zellstoffhau hängt es ab, um wieviel das Volumen des Zellsaftes sich vermehren kan die Protoplasmahaut selbst nämlich ist in sehr hohem Grade dehnbar un wenig elastisch, wäre also der Saftraum bloß von ihr umgrenzt, so würd die Blase in Folge der endosmotischen Volumenzunahme des Saftes sic widerstandslos ausdehnen. Die Eigenschaften der Protoplasmahaut und de Zellstoffhaut ergänzen also einander, um dem endosmotischen Druck de Zellsaftes Widerstand zu leisten. Dass dies wirklich der Fall ist, erkenn man an dem Verhalten einer turgescirenden Zelle, wenn ihr durch Verdunstung oder durch Exosmose ein Theil ihres Zellsaftwassers entzogen wird[6]). Bringt man z. B. turgescirende Zellen in eine hochconcentrirte, aber sonst unschädliche Salzlösung z. B. in die des Kalisalpeters, so wird der Zelle durch die Anziehung des letzteren ein beträchtliches Quantum ihres Saftwassers entzogen; in Folge dessen zieht sich die Protoplasmahaut sehr stark

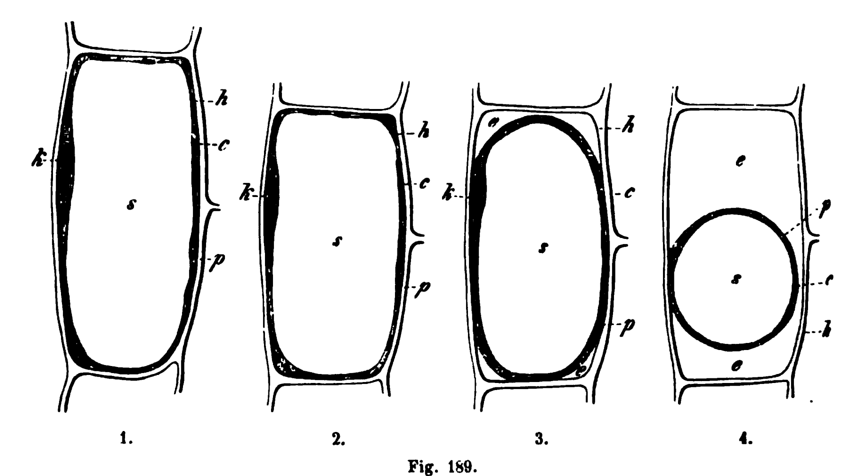


Fig. 189.

Fig. 1. Junge, erst halbwegs erwachsene Zelle aus dem Rindenparenchym des Blüthenstiels von *Cephalaria leucantha*. Fig. 2. Dieselbe Zelle in 4procentiger Salpeterlösung. Fig. 3. Dieselbe Zelle in 6procentiger Lösung. Fig. 4. Dieselbe Zelle in 10procentiger Lösung. Fig. 1 und 4 nach der Natur, Fig. 2 und 3 schematisch. Alle im optischen Längsschnitt. *h* Zellaut; *p* protoplasmatischer Wandbeleg; *k* Zellkern; *c* Chlorophyllkörner; *s* Zellsaft; *e* eingedrungene Salzlösung (DE VRIES).

zusammen, entsprechend der Volumenabnahme des Zellsaftes. Die Zellstoffhaut dagegen zieht sich nur wenig zusammen, weil sie nur wenig ausgedehnt war. Beide Häute trennen sich von einander, die Protoplasmahaut liegt als

› Blase frei in dem Raum der wenig contrahirten Zellstoffhaut.
ne solche Zelle wieder in reines Wasser, so dringt dieses ange-
die Salze des Zellsaftes durch beide Häute ein, die Protoplasma-
sich aus, legt sich zunächst fest an die Zellstoffwand und indem
›se weiterschreitet, wird auch die letztere wieder einigermaßen
bis ihre Elasticität der weiteren Dehnung Widerstand leistet
le nunmehr wieder turgescirt. Die Zellstoffwand lässt sich in
ıe vergleichen mit einem zwar sehr festen, aber grobmaschigen
lie Protoplasmahaut dagegen mit einem sehr dehnbaren, aber
en und deshalb kaum filtrationsfähigen Netz.
a allgemeinsten Zügen lässt sich die Turgescenz einer Pflanzen-
einen künstlichen Apparat nachahmen. Verbindet man ein
tes Glasrohr auf der einen Seite z. B. mit Schweinsblase, füllt
›dann vollständig mit einer Salz- oder Zuckerlösung und ver-
eßlich auch die zweite Öffnung mit Blase, so hat man eine Art
Zelle. Legt man dieselbe in ein Quantum reinen Wassers, so
›s endosmotisch in die Zelle ein, die Volumenvermehrung be-
die beiden Häute nach außen gespannt, halbkugelig hervor-
dabei einem Druck mit dem Finger starken Widerstand leisten,
auf einen festen Körper drückte. Sticht man mit einer feinen
.e der beiden Häute, so spritzt die Flüssigkeit hoch empor, indem
ıte gleichzeitig elastisch zusammenziehen. Offenbar ist es auch
ıziehungskraft des gelösten Stoffes zum Imbibitionswasser der
ı welche die Kraft geliefert wird, die im Stande ist, die beiden
räftig zu spannen, den Turgescenzzustand zu erzeugen. Der
besteht nur darin, dass hier nicht wie bei der Pflanzenzelle
ııedene Häute dem Druck des eingetretenen Wassers wider-
dern dass ein und dieselbe Haut, die Schweinsblase nämlich,
en endosmotischen Strom eintreten lässt, andrerseits zugleich
ıd gegen Filtration widerstandsfähig ist, während die beiden
nschaften an der lebenden Pflanzenzelle auf die Zellstoffhaut
ɔtoplasmasack vertheilt sind. Ähnlich verhalten sich auch die
ı Niederschlagsmembranen, deren Ähnlichkeit mit lebenden Pflan-
hohem Grade übertrieben worden ist. [7]) Bringt man z. B. einen
centrirter Kupferchloridlösung in ein mit gelbem Blutlaugensalz
fäß, so entsteht im Augenblick der Berührung der beiden Flüs-
ne ringsum geschlossene Niederschlagsmembran aus Ferrocyan-
ntsteht also ein zellenähnliches Gebilde und da die Niederschlags-
.r das Wasser der umgebenden Lösung durchlässig ist, so dringt
›m Kupferchlorid im Innern der Zelle angezogen ein: die Volumen-
; bewirkt einen entsprechenden Druck auf die sehr dünne Nie-
ıembran, die, weil sie nicht dehnbar ist, nach einiger Zeit platzt,
›fort wieder sich zu einer geschlossenen Membran ergänzt, indem

an dem klaffenden Riss die beiden Salze momentan in Berührung kommen und sofort eine neue Niederschlagsmembran erzeugen. Auf diese Weise kann eine derartige Zelle nach und nach beträchtlich wachsen. Etwas größer ist die Ähnlichkeit des Wachsthums einer Niederschlagsmembran von gerbsaurem Leim, welche sich bildet, wenn man einen Tropfen nicht gelatinirender Leimlösung in eine Gerbstofflösung bringt. Eine solche Zelle wächst gleichmäßiger ohne jene heftigen Eruptionen. Inwiefern aber dieses Wachsthum mit den lebenden Pflanzenzellen auch in Bezug auf die molekularen Vorgänge in der Haut verglichen werden kann, hängt von der Kenntniss des Wachsthums echter Pflanzenzellen ab; hier haben wir es nur mit der Turgescenz zu thun und es leuchtet nach dem Gesagten ein, dass bei diesen künstlichen Zellen der Turgor auf anderen Eigenschaften der Haut beruht als bei den natürlichen.

Die Fähigkeit zu turgesciren ist eine der wichtigsten Eigenschaften der Pflanzenzellen, denn eine lange Reihe von Lebenserscheinungen beruht ganz oder zum Theil darauf; zunächst ist die Thatsache zu constatiren, dass Wachsthum, Umfangszunahme lebender Pflanzenzellen überhaupt nur dann stattfindet, wenn sie turgesciren, worauf ich in der Theorie des Wachsthums später zurückkommen werde. Das Gegentheil des turgescirenden Zustandes eines Pflanzenorganes ist das Welken. Es ist Jedermann bekannt, dass abgeschnittene Blätter oder Zweige, wenn man sie nicht mit der Schnittfläche in Wasser stellt, schlaff werden: die Sprossaxen, vorher starr und steif, werden in hohem Grade biegsam, vermögen die Last der ebenfalls erschlaffenden Blätter nicht mehr zu tragen, die Theile sinken herab, sie sind welk. Hat man das Ganze vorher in frischem Zustand gewogen, so lässt sich leicht constatiren, dass der Spross in welkem Zustande leichter geworden ist, er hat durch Verdunstung Wasser abgegeben und nur dieser Wasserverlust, durch welchen die Turgescenz der Zellen vermindert worden ist, verursacht das Welken, denn lässt man den Spross Wasser aufnehmen (was freilich nicht immer in genügendem Grade gelingt), so verschwindet der welke Zustand, die jungen Sprossaxen und Blätter werden wieder straff und steif, weil die Zellen wieder turgesciren. Wir kommen mit der Betrachtung dieser Erscheinung auf die wichtige Frage, wovon die Steifheit und Biegungsfestigkeit saftiger Pflanzentheile abhängt, die hier noch einer näheren Betrachtung bedarf.

Schneidet man einen großen Blattstiel z. B. einer Rhabarberpflanze, eines Heracleum u. dgl. oder auch ein im Längenwachsthum begriffenes Stück vom Blüthenstamm dieser Pflanzen ab, so hat man ein vortreffliches Objekt, um sich die hier aufgeworfene Frage klar zu machen. Nehmen wir an, wir hätten das Objekt oben und unten quer abgeschnitten und seine Länge betrüge 50 cm. Schält man nun einen Streifen des Hautgewebes sammt den dasselbe verstärkenden Collenchymsträngen von demselben vollständig ab und versucht man es, denselben wieder an seine Stelle sorgfältig

aufzulegen, so bemerkt man, dass der Hautstreifen nunmehr zu kurz ist: er hat sich während des Abschälens elastisch zusammengezogen, ist also im natürlichen Zustande des Objektes passiv gedehnt gewesen. Schält man nunmehr die gesammte Haut ringsum ab und misst die Länge des sehr saftigen Gewebecylinders, der vorwiegend aus Parenchym und aus sehr dehnbaren, hier kaum in Betracht kommenden Gefäßbündeln besteht, so findet man, dass er während dieser Manipulation sehr beträchtlich an Länge zugenommen hat[8]). Nicht selten dehnt sich ein solcher Cylinder von 50 cm auf 53 oder 55, selbst mehr cm aus. Im natürlichen Zustand, wo die Haut den saftigen Gewebecylinder umgab, war also der letztere passiv zusammengedrückt und hatte das Bestreben, sich auszudehnen; daran wurde er jedoch durch die Elasticität der Haut und des Collenchyms verhindert. Es bestand also in dem natürlichen Zustand des Stückes eine gegenseitige Spannung zwischen dem Hautgewebe und dem saftigen Grundgewebe; das letztere verhielt sich gewissermaßen wie der Inhalt einer turgescirenden Zelle, welcher die Haut ausdehnt. Nur darf man freilich nicht etwa glauben, dass es sich bei der passiven Zusammendrückung des Gewebes um eine Compression des in ihm enthaltenen Wassers gehandelt habe, denn dieses ist für Kräfte, wie sie hier in Betracht kommen, einfach als nicht compressibel zu betrachten. Vielmehr handelt es sich, wie wir später sehen werden, bei der Verlängerung des abgeschälten Gewebecylinders um eine plötzliche Formenveränderung seiner Zellen: diese werden länger und enger. Trotzdem ist der Vergleich in anderer Beziehung zutreffend, denn es lässt sich zeigen, dass in dem natürlichen Objekte auch eine Querspannung derart besteht, dass das innere Gewebe auch in der Querrichtung einen Druck auf das umschließende Hautgewebe ausübt. Übrigens findet man diesen Zustand der sogenannten Gewebespannung nur dann, wenn die genannten Objekte sehr wasserreich sind; hätte man sie vorher durch Wasserverlust abwelken lassen, so würde die Trennung der Gewebemassen nur unbeträchtliche oder gar keine Längendifferenzen zwischen Haut und innerem Gewebekörper ergeben.

Nun müssen wir aber noch einen anderen Punkt unseres einfachen Experimentes ins Auge fassen: der Blattstiel oder Stammtheil war in frischem Zustande oder gar, wenn man ihn vorher einige Stunden in Wasser untergetaucht hatte, starr und steif; er besaß eine sehr beträchtliche Biegungsfestigkeit; die abgezogenen Hautstreifen jedoch sind schlaff wie nasses Papier; der entblößte innere saftige Gewebekörper ist jetzt ebenfalls in hohem Grade biegsam, es ist ganz unmöglich, ihn z. B. horizontal schwebend zu halten, weil er sich dabei schlaff abwärts biegt. Wir haben also hier den Fall, dass ein biegungsfester, steifer Körper aus zwei in hohem Grade biegsamen und durchaus nicht steifen Theilen besteht: nur in ihrer natürlichen Vereinigung bildet die Hautschicht mit dem inneren Gewebe zusammen einen biegungsfesten Körper und zwar ist es die gegenseitige

Spannung, der Umstand, dass das innere Gewebe für die dehnbare Hau eigentlich zu groß ist oder umgekehrt die Haut für jenes zu klein, wodurc die Festigkeit des Ganzen zu Stande kommt. So ist es aber auch bei eine turgescirenden Zelle: die Haut derselben für sich genommen ist schlaff un bei dem flüssigen Inhalt kann von Festigkeit ohnehin keine Rede sein un dennoch ist eine turgescirende Zelle elastisch wie eine Billardkugel. Das selbe haben wir ja auch bei einem dünnwandigen Kautschukballon, der ir leeren Zustand einen schlaffen, faltigen Beutel bildet, den man aber durc starkes Einblasen von Luft zu einer festen, elastischen Kugel machen kann deren Festigkeit auch wieder nur auf dem gegenseitigen Druck zwische Inhalt und Haut beruht. Denkt man sich einige Hunderttausende kleine Kautschukballons ebenso mit Luft aufgeblasen, aber alle zusammen in einen dehnbaren Kautschukschlauch enthalten, so wird auch dieser sammt seinem Inhalt einen festen Stab wie einen Pflanzenstengel darstellen, und denken wir uns die kleinen Kautschukballons nicht durch Luft aufgeblasen, sondern prall mit Wasser gefüllt, so giebt es denselben Effekt und ungefähr in dieser Weise haben wir uns die Steifheit eines Blattstieles oder Stengels durch die Turgescenz der Zellen bewirkt zu denken; es leuchtet sofort ein, dass, wenn in dem gedachten System die kleinen Ballons durch Wasserentziehung einen Theil ihrer Turgescenz verlieren und dabei jeder etwas kleiner wird, dass dann die Spannung dieses zelligen Inhaltes gegen den umschließenden Kautschukschlauch sich ebenfalls verringern, derselbe sich verkürzen würde und dabei das steife System erschlaffen müsste. So ungefähr müssen wir uns das Welken eines abgeschnittenen Sprosses vorstellen, wenn er durch Verdunstung Wasser verliert.

Auf diesem durch Turgescenz und Gewebespannung hervorgerufenen Zustand der Gewebeschichten beruht nun überhaupt die Biegungsfestigkeit saftiger, besonders noch im Längenwachsthum begriffener Sprossaxen und Blätter; auch die eigenthümliche Härte saftiger Früchte, Knollen, Zwiebeln und Wurzeln, welche sämmtlich durch Wasserverlust weich, schlaff werden, oder wie man gewöhnlich sagt, schrumpfen. Der aufrechte Stand der jungen, im Frühjahr aufschießenden Blüthenstengel zahlloser Pflanzen, die Steifheit der jungen Sprossaxen und Blätter der Bäume im Frühjahr verdankt ganz allein dem beschriebenen Verhalten seine Existenz.

Denken wir uns ferner, dass an einem derartig beschaffenen Stengel oder Blattstiel oder einer Wurzel nur auf der einen Seite der Längsaxe ein Wasserverlust aus den turgescirenden Zellen etwa durch Verdunstung stattfindet, so muss sich das Objekt auf dieser Seite ein wenig verkürzen, und die nothwendige Folge ist, dass es sich biegt oder krümmt, indem die verkürzte Seite concav wird. Ebenso würde die Steigerung der Turgescenz und Ausdehnung der Zellen auf der einen Seite der Längsaxe bewirken, dass diese Seite convex würde. Sehr schön lässt sich letzteres an 10—15 cm langen Keimwurzeln von Bohnen, Mais, Kürbis u. a. demonstriren: lässt

ıelben einige Minuten lang an der Luft abtrocknen, wobei sie sich hwaches Welken ein wenig verkürzen, und legt man die Wurzeln schickt auf die Oberfläche einer Wassermasse horizontal so, dass Unterseite der Wurzel befeuchtet wird, so saugen die Zellen dieser ort Wasser ein, werden größer und länger und die Folge ist, dass freie Wurzelspitze, indem sich eine lange Strecke der Wurzel mit rseite convex krümmt[9]), hoch über das Wasserniveau erhebt, — vegung, die so schnell stattfindet, dass man sie mit dem Auge verfolgen kann.

e lange Reihe von Reizbewegungen, von denen ich später ausführrichten werde, und worunter die der Mimosenblätter die bekannnd, werden in ganz ähnlicher Weise durch einseitige Turgescenzungen bewirkt; nur dass die letzteren nicht durch Verdunstung aftwassers hervorgerufen werden, sondern es handelt sich bei dieerscheinungen, um die merkwürdige Thatsache, dass durch bloße ıg oder Erschütterung das Protaplasma der reizbaren Zellen seinen escenz nöthigen Filtrationswiderstand plötzlich verliert, so dass ein s Zellsaftes durch die Zellwandungen des reizbaren Organes hinbenachbarte Theile hineingetrieben wird, indem sich die vorher gedehnten Wände zusammenziehen und so eine Verkürzung der ite des reizbaren Organes bewirken, in Folge dessen das letztere r Seite concav sich krümmt.

sahen vorhin, dass die Steifheit oder Biegungsfestigkeit saftiger ınd Blattstiele während des Längenwachsthums und oft auch noch Zeit nach Beendigung desselben durch die Gewebespannung in r Turgescenz der parenchymatischen Gewebemasse und des Gegener oft durch Collenchym verstärkten Epidermis bewirkt wird. Auf rt kommt jedoch die Biegungsfestigkeit älterer, nicht mehr im Längsthum begriffener und mit holzigen Sklerenchymsträngen durchPflanzentheile zu Stande: dass ein Baumstamm oder ein verholzter selbst ein älterer verholzter Blüthenstengel einer Staude oder n Grashalm biegungsfest und elastisch ist, beruht auf einer ganz Ursache. In diesen Fällen, wo immer verholzte Gewebemassen Organ vorhanden sind, sind es diese allein oder auch unter Mitwirn Gewebespannungen, welche die Festigkeit des Organes be- Bekanntlich ist ein seiner Rinde entkleideter, dünner, aber holidenzweig fest und elastisch, ebenso sind dünne, aus Stammholz ene Stäbe in hohem Grade biegungsfest und selbst sehr dünne ne besitzen diese Eigenschaft noch in hohem Grade. Hier ist also gkeit keineswegs durch gegenseitige Spannungen an sich schlaffer ı sondern dadurch gegeben, dass das holzige Gewebe an und für , hart, elastisch, biegungsfest ist, etwa so wie ein Metallstab oder tall. Neben der merkwürdigen Fähigkeit, das durch Imbibition

aufgenommene Wasser in der Substanz der Zellwände rasch fortlei
können, haben die verholzten Zellen eben noch die Aufgabe in der
zenwelt, die Biegungsfestigkeit der Organe ohne die Interventio
Gewebespannungen zu erhöhen, und wie groß diese Festigkeit ver
Zellen unter Umständen werden kann, zeigt schon die enorme Hä
Schale einer Cocosnuß
eines Pfirsichkernes. I
sen Beispielen ist es
mehr die massenhafte A
fung dieses festen Mate
welche die Festigkeit d
treffenden Körper bewir
der Construktion dünne
thenstengel und Blattsti
gegen kommt nur eine v
nissmäßig geringe Qu
verholzter Gewebemas
Form sehr dünner Sträng
Schichten zur Verwendu
aber nach den Principi
Mechanik in den Orga
vertheilt sind, dass sie
noch einen hohen Gra
Biegungsfestigkeit bew

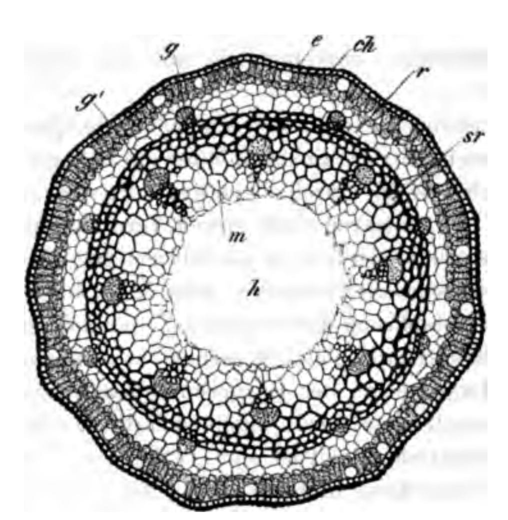


Fig. 190. Querschnitt des Blüthenschaftes von Allium Schoenoprasum; *sr* der Steifungscylinder, aus verholztem Grundgewebe bestehend.

Besonders schöne Beispiele finden wir in dieser Beziehung in den H
der Gräser und in den außerordentlich langen Schäften vieler
(Juncus, Scirpus, Cyperus). Diese Organe stellen Säulen dar, welc
1, 2 auch 3 Meter Höhe nur einige Millimeter Durchmesser besitzen
dieser äußerst schlanken Form haben sie einen sehr hohen Grad vo
gungsfestigkeit: unter dem Druck des Windes werden sie bis zu
Halbkreis hinabgebogen und trotz der am Gipfel befindlichen Belastu
Früchten und Blättern schnellen sie dennoch wieder empor wie ela
Stahldrähte. Nun zeigt aber die Untersuchung, dass diese schlanken
entweder hohl sind wie die Halme der Gräser, bei denen die Wa
hohlen Säule häufig nur die Dicke eines gewöhnlichen Papieres l
oder das Innere des säulenförmigen Organes besteht in der Hauptsac
ganz lockerem Mark. Allein am Umfang der Säule, entweder gan
unter der Epidermis oder auf der Außen- und Innenseite der zarten
bündel, welche auf dem Querschnitt kreisförmig angeordnet sind, ve
dünne Stränge von stark verholzten, elastischen Fasern, von denen
die Biegungsfestigkeit solcher Organe abhängt. Diese verholzten
stränge sind nur äußerst wenig dehnbar und ihre Elasticität läs
geradezu mit der des Schmiedeeisens vergleichen. Wie bei derküns

Construktion einer dünnen, hohen Säule vertheilt die Natur diese festen Schichten und Stränge vorwiegend an den Umfang der Organe, weil sie dort ihre wesentlichen Eigenschaften am besten verwerthen können. Wird ein Grashalm oder Binsenschaft oder ein sonst ähnlich gebautes, säulenförmiges Organ gebogen, so müssen dabei die elastischen Schichten und Stränge auf der convexen Seite sich ein wenig verlängern, die der concaven Seite ein wenig zusammengedrückt werden; da sie aber einen hohen Grad von Elasticität besitzen, nehmen sie, wenn der äußere Druck aufhört, ihre natürliche Länge mit Gewalt wieder an und richten das säulenförmige Organ gerade. SCHWENDENER [10]), der die hierauf bezüglichen Construktionsverhältnisse der Sprossaxen und Blätter näher untersucht hat, zeigte, wie die Vertheilung der elastischen Stränge und Schichten durchaus den Grundsätzen der theoretischen Mechanik entspricht. Dass die bei der Construktion dünner Stengel wirksamen, mechanischen Elemente auch im Bau der Blätter ihre Verwendung finden, ist leicht begreiflich; es handelt sich bei diesen aber nicht bloß um die Biegungsfestigkeit, die ihre freie Haltung in der Luft bestimmt, sondern auch um diejenige Art von Festigkeit, welche das Einreißen vom Rande her verhindert. In welcher Art durch den Verlauf der Rippen und Nerven die Laubblätter gegen derartige Beschädigungen geschützt sind, wurde schon in einer früheren Vorlesung (IV.) an einer Reihe von Beispielen erläutert.

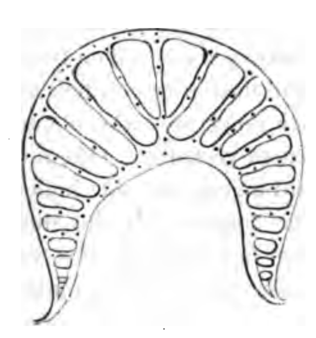


Fig. 191. Querschnitt durch einen Blattstiel von Musa Ensete; die Gewebelamellen an der concaven und convexen Peripherie bilden zusammen ein biegungsfestes System; zwischen beiden sind weiche, parenchymatische Platten, in denen dünne Gefäßbündel verlaufen, ausgespannt.

Es bedarf nach dem bisher Gesagten kaum noch einer besonderen Erwähnung, dass die zuletzt beschriebene Art von Festigkeit, da sie auf der später eintretenden Verholzung der elastischen Fasern beruht, nur an den älteren, bereits ausgewachsenen Stengeln und Blättern zur Verwendung kommt, wogegen die früher beschriebene Form der durch Turgescenz und Gewebespannung bewirkten Art von Festigkeit den noch in Streckung begriffenen oder doch nicht mit verholzten Theilen versehenen Organen dient. Der Vollständigkeit wegen will ich sogleich hinzufügen, dass junge Sprossaxen und Blattstiele in einem früheren Stadium ihres Längenwachsthums noch eine dritte Art von Festigkeit zeigen, die zwar auch auf der Turgescenz beruht, aber dadurch charakteristisch ist, dass die Wände der turgescirenden Zellen viel dehnbarer und weniger elastisch sind, als in späteren Wachsthumsstadien. Die etwa 10—20 cm langen Sprossaxentheile unter den Endknospen von Clematis, Aristolochia, unterhalb der jungen Blüthenähre von Plantago maior u. a. sind in diesem Zustand in hohem Grade dehnbar. Ein

longitudinaler Zug wirkt auf diese Organe wie auf einen dünnen Kautschu faden und sie sind wie ein solcher so biegsam, dass man sie buchstäbli um den Finger wickeln kann. Dehnung und starke Biegung bewirken al bei ihnen zugleich eine Erschlaffung, eine Verminderung der Biegun festigkeit, welche dadurch hervorgerufen wird, dass bei der Dehnung noch sehr dünnwandigen Zellwände leicht ihre Elasticitätsgrenze üb schreiten. Auf dieser Eigenschaft, durch welche die jungen fadenförmig Gebilde die Consistenz eines Bleidrahtes oder etwa eines Wachsfadens g winnen, beruht eine leicht wahrzunehmende Erscheinung, welche Hofmeis irrthümlicherweise als eine Reizerscheinung gedeutet hat [11]). Schüttelt m nämlich Sprosse mit schlanken, langen, noch im Wachsthum begriffen Gipfeltheilen, so bemerkt man, dass dieselben nach dem Schütteln schl überhangen, um sich erst nach längerer Zeit in Folge weiteren Wachsthum wieder gerade aufzurichten. Ich habe schon vor mehreren Jahren gezeig dass die scheinbare Reizkrümmung junger Sprossaxen weiter nichts ist, a eine Wirkung ihrer großen Dehnbarkeit verbunden mit sehr geringer Elasti cität, und dass hier von Reizwirkungen keine Rede sein kann. Dass sic derartige junge Sprossaxen und ebenso jüngere Theile von Wurzelfäden i der That so verhalten, erkennt man am einfachsten daran, dass man ihne mit den Fingern fast jede beliebige Krümmung zu ertheilen vermag, die si dann für längere Zeit, bis durch das Wachsthum weitere Veränderunge eintreten, beibehalten. Das von Hofmeister angewandte Schütteln der Ob jekte kann besser durch einige mit einem Stab ertheilte Schläge erset werden, die man von einer Seite her auf die älteren, unteren Sprosstheil applicirt. Dadurch geräth der freie Gipfel in starke Schwingungen und di stärkste damit verbundene Krümmung behält der Gipfel zum Theil, so da er, zur Ruhe gekommen, überhängt. Es leuchtet ein, dass die heftige Schwingungen, in welche schlanke Blüthenstengel im Frühjahr durch de Wind versetzt werden, ähnliche Erscheinungen hervorrufen müssen un dass darauf zum Theil wenigstens das unerfreuliche Aussehen eines Garten bei heftigem Wind beruht.

Anmerkungen zur XIII. Vorlesung.

1 Es war nicht nöthig, hier näher auf die von Nägeli begründete Theorie d inneren Struktur organisirter Gebilde einzugehen. Doch sei nur Folgendes bemerk Nach Nägeli lässt sich eine Reihe höchst charakteristischer Eigenschaften der organ sirten Körper d. h. der Stärkekörner, Zellhäute und Krystalloide durch die An nahme erklären, dass die Moleküle im Sinne der Chemiker zu größeren Verbänd bis zu vielen Tausenden sich vereinigen und so Moleküle höherer Ordnung, od wie Nägeli dieselben in neuerer Zeit nennt, Micellen (Stückchen) darstellen. D organisirten Substanzen, sagt Nägeli (Bot. Mittheilungen in den Sitzungsberichten d kgl. bayr. Akademie der Wissenschaften 1862, März pag. 203) bestehen aus krystalli

schen, doppelt brechenden Molekülen (= Micellen), die lose, aber in bestimmter regelmäßiger Anordnung neben einander liegen. Im befeuchteten Zustand ist in Folge überwiegender Anziehung jedes (Micell) mit einer Hülle von Wasser umgeben, im trockenen Zustand berühren sie sich gegenseitig.« — In meiner Experimental-Physiologie 1865 wies ich zuerst, pag. 443, darauf hin, dass auch das Protoplasma eine organisirte Substanz im Sinne NÄGELI's sei, während man dasselbe früher als einen strukturlosen Schleim, selbst als Flüssigkeit betrachtet hatte. Gegenwärtig ist diese von mir begründete Ansicht, dass das Protoplasma organisirter Körper ist, allgemein angenommen.

2) Obgleich die in der vorigen Anmerkung citirte Ansicht von der Struktur organisirter und quellungsfähiger Gebilde von NÄGELI aufgestellt und acceptirt worden war, hielt man doch sonderbarer Weise noch lange an der Ansicht fest, als ob die Imbibition solcher Körper auf die Gesetze der Capillarität in engen, hohlen Röhrchen zurückgeführt werden könnte. Dass die Capillartheorie in keiner Weise im Stande ist, speciell die Saftbewegung im Holz zu erklären, geht schon aus NÄGELI's und SCHWENDENER's Erwägungen (»Das Mikroskop« II. Aufl. § 371) hervor und zwar um so schlagender als diese Forscher von der Ansicht ausgingen, als ob es sich von selbst verstünde, dass es sich dabei um Capillarität handle. Ich habe in meiner Arbeit über die Porosität des Holzes »Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg« II. Bd. pag. 305 (1879), und schon vorher in einer vorläufigen Mittheilung mich über den fraglichen Gegenstand folgendermaßen ausgesprochen: »Diese Ansicht, dass die Imbibition nur ein besonderer Fall der Capillarität sei, wurde zuerst von DE LUC ausgesprochen und zwar weil hygroskopische Körper, nachdem sie mit Wasser vollgesogen sind, in Alkohol gebracht anscheinend ihren Imbibitionszustand beibehalten. Die Thatsache ist jedoch unrichtig aufgefasst. Bringt man wasserfreie, quellungsfähige Körper, wie thierischen Leim, geronnenes, trockenes Eiweiß, trockene Laminarienstämme u. s. w. in fast wasserfreien Alkohol (98%), so quellen sie darin niemals auf, nehmen an Gewicht niemals oder nur ganz unerheblich zu. Bringt man sie trocken in Wasser, so nehmen sie sehr viel davon auf, wie die Wägung zeigt, und vergrößern ihr Volumen nahezu um das Volumen des aufgenommenen Wassers. Diese Volumenzunahme beweist, dass das Wasser nicht in präformirte Hohlräume (Capillaren) eindringt, sondern dass es die Moleküle der Substanz auseinanderdrängt und zwar um so viel, als sein eigenes Volumen beträgt. Lässt man einen so vollgesogenen Körper wieder austrocknen, so nimmt er das frühere Volumen wieder an, die Hohlräume, welche das Wasser erzeugt und ausgefüllt hatte, verschwinden, die Moleküle legen sich wieder an einander. Alkohol und dickes Glycerin sind nicht befähigt, die Moleküle trockener, quellungsfähiger Körper aus einander zu drängen und dringen daher auch nicht in diese ein. Da nun also Hohlräume, in welche das Wasser oder Glycerin oder Alkohol ohne Weiteres eindringen könnte, in trockenen Körpern dieser Kategorie nicht vorhanden sind, so kann von einer Vergleichung dieses Vorganges mit dem capillaren Eindringen der Flüssigkeiten in große Körper wohl kaum die Rede sein.«

»Wenn Wasser, Alkohol oder andere Flüssigkeiten in Körper eindringen, welche im trockenen Zustand wirklich capillare Hohlräume besitzen, wie gegossener Gips, Kreide, gebrannter Thon, so treiben sie die in den Hohlräumen enthaltene Luft vor sich her, die man aufsaugen und messen kann; wenn das Wasser dagegen in einen trockenen, quellbaren Körper eindringt, so wird keine Luft ausgetrieben, eben weil es in Räume eindringt, die es sich selbst erst öffnet.«

Werden quellbare, trockene Körper, die Alkohol oder Glycerin nicht aufnehmen, erst in Wasser gelegt, bis sie völlig gequollen sind, und bringt man sie sodann in einen sehr starken Alkohol oder in Glycerin, so kann die Wirkung je nach der Natur des Körpers eine sehr verschiedene sein. Leim zieht sich energisch zusammen, indem ihm das Quellungswasser entzogen wird, ohne dass ein gleiches Volumen Alkohol oder Glycerin eindringt. Ganz anders verhält sich Laminaria: sie zieht sich in 98 procentigem Alkohol

nur wenig zusammen, und wie Wägungen und Volumenbestimmungen zeigen, tri
Alkohol in die von Wasser verlassenen Räume. Dabei verändert sich aber der inner
Zustand der Laminaria: sie war im wasserhaltigen Zustand biegsam, weich, im Alkoh
wird sie hart und brüchig. Selbst dann, wenn man den statt des Wassers eingedrun
genen Alkohol durch Wärme vertreibt, zieht sich die Laminaria nicht mehr auf ihr frü
heres Trockenvolumen zusammen; sie enthält jetzt offenbar capillare Hohlräume, di
mit Luft gefüllt sind, denn sie schwimmt auf Wasser, während die trockene Laminari
sonst sofort untersinkt. Der Alkohol hat also nicht die Fähigkeit, die Moleküle der Zell
wände, wenn diese trocken sind, aus einander zu drängen; hat das Wasser sie aber au
einander gedrängt, so dringt der Alkohol in die vom Wasser eingenommenen Räum
ein, weil er bei seinem Vordringen die Moleküle der Zellhäute unbeweglich macht, di
Zusammenziehung hindert. Diese Erfahrungen erklären nun auch, warum der Alkoh
als formerhaltendes Conservirungsmittel für Pflanzen so ausgezeichnete Dienste leist
er tritt an die Stelle des Wassers der Zellhäute, indem er die Zusammenziehung d
Moleküle derselben verhindert. Legt man ganz frische Pflanzen in Alkohol, so behal
sie ihr frisches, legt man welke Theile hinein, so behalten sie ihr welkes Ausseh
Das innerhalb der so erstarrten Zellwände liegende Protaplasma contrahirt sich d
gegen, indem es in Alkohol erstarrt.

Besser als mit der Capillarität poröser Körper mag die Imbibition der Zellhaut m
dem Vorgang der Auflösung eines Salzes verglichen werden. Wie das lösende Wasse
von einem Krystall Moleküle abreißt und diese zwischen die eigenen aufnimmt, ebens
reißt der trockene, imbibitionsfähige Körper Wassermoleküle ab und schiebt sie zwi-
schen seine eigenen hinein. Beide Vorgänge bedürfen viel Zeit. Sind aber die Wasser-
moleküle endlich zwischen denen des quellbaren Körpers gleichmäßig vertheilt, so wer-
den sie dort ebenso festgehalten, wie die im Lösungswasser vertheilten Salzmoleküle.

Die in einer imbibirten Zellhaut enthaltenen Wassermoleküle drücken offenba
ebenso wenig auf einander, wie die Salzmoleküle in einer Lösung: so wenig, wie di
gelösten Salzmoleküle einen Krystall, ebenso wenig bilden die imbibirten Wassermolekül
eine zusammenhängende Flüssigkeitsmasse, was in einem porösen, capillaren Körpe
allerdings der Fall ist. In einem solchen mit präformirten Capillaren versehenen Körpe
hängt daher die capillare Steighöhe von dem Gewicht der continuirlichen Wassersäul
ab, und diese übt einen ihrer Höhe entsprechenden Druck auf die Wände. In eine
imbibirten Körper kommt das Gewicht des Wassers nicht in Betracht. Es ist dahe
gleichgiltig, ob sich das imbibirte Wasser in den Zellwänden eines Baumes 20 ode
100 Meter hoch befindet.

Noch anschaulicher ist vielleicht der Vergleich des in einer Zellhaut oder sons
einem imbibitionsfähigen und quellbaren Körper imbibirten Wassers mit dem Zustan
des Krystallwassers, von welchem ja auch Niemand annehmen wird, dass es in capil
laren Hohlräumen des Krystalls enthalten sei. Auch das Krystallwasser ist zwischen de
Molekülen des Salzes in einer Form vorhanden, in welcher es nicht mehr als Flüssigkeit
bezeichnet werden kann, in einer Form, welche es hindert, dass die Wassermoleküle
auf einander drücken und den hydrostatischen Gesetzen unterliegen, die für eine noch
so dünne capillare Wassersäule gelten. Wie das Imbibitionswasser kann auch das Kry-
stallwasser wenigstens in manchen Fällen durch Wärme verdunsten; dann aber wird
freilich die Krystallform zerstört.« — Im Grunde aber scheint in den leitenden Holzzell-
wänden etwas Ähnliches stattzufinden, denn eine Austrocknung derselben selbst bei nie-
driger Temperatur bewirkt, dass die Imbibitionseigenschaften sich wesentlich verändern,
denn lufttrocken gewordenes Holz verliert die specifische Eigenschaft, das Imbibitions-
wasser rasch fortzuleiten; man darf daher annehmen, dass durch einen gewissen Grad
des Austrocknens in der Molekularstruktur der Zellwände eine bleibende Veränderung
bewirkt wird.

3) Dass bei dem Eindringen des Wassers in organisirte, in geringerem Grade auch in unorganisirte Körper Wärme frei wird, wurde nach PFEFFERS Angabe zuerst von POUILLET festgestellt. JUNGK und ich beobachteten die Erwärmung bei der Imbibition der Stärke 1865 (vgl. »Lehrbuch der Bot.«, 1868, pag. 500). NÄGELI (»Theorie der Gährung« 1879, pag. 133) fand die Erwärmung ganz trockener Stärke durch Aufnahme von Wasser bis zu 11,6° C., als beide Körper vor der Vereinigung 22° C. hatten. Da nun nach JOULE das Wasser bei einem Druck von 34,3 Atmosphären um 0,03° C. erwärmt wird, so folgt, dass eine Erwärmung von 11° einem Druck von ungeheurer Größe entsprechen muss. Die stärkste Erwärmung, also Compression erfährt das zuerst in die Stärkekörner eintretende Wasser.

4) Einiges Weitere über die Turgescenz der Zellen und ihre Bedeutung für das Wachsthum sowohl wie für die Reizbewegungen wird später angegeben werden.

5) Über die Mitwirkung des Protoplasmas bei der Turgescenz der Zellen, vgl. mein »Lehrb. der Bot.« IV. Auflage 1874 pag. 866.

6) Zu voller Klarheit wurden die von NÄGELI, mir und PFEFFER begründeten Beziehungen zwischen Turgescenz, Protoplasma und Zellhaut erst durch HUGO DE VRIES erhoben in dessen »Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung« Leipzig 1877 — eine Schrift, welche dem Studium angehender Pflanzenphysiologen auf das Dringendste empfohlen werden kann.

7) TRAUBE, der Entdecker der sogenannten Niederschlagsmembranen und daraus bestehenden künstlichen Zellen, studirte die Eigenschaften der letzteren und bereicherte dadurch unsere Kenntniss von den Diffusionsvorgängen, worüber ich in meinem »Lehrb. der Bot.« III. Auflage 1873 ausführlich und auf Grund eigener Untersuchungen kritisch berichtete. Den unbegründeten Prioritätsansprüchen TRAUBE's, als ob er der Begründer der Theorie des Wachsthums durch Intussusception sei und der wunderlichen Verwechslung seiner künstlichen Niederschlagszellen mit wirklichen Pflanzenzellen trat ich 1878 in der »Bot. Zeitung pag. 308 entgegen (»Zur Geschichte der mechanischen Theorie des Wachsthums der organischen Zellen«).

8) Die bei der Abtrennung der Gewebe von einander eintretenden Dimensionsänderungen wurden wohl zuerst von BRÜCKE 1848 in seiner »Untersuchung über die Bewegung der Mimosen« an den Bewegungsorganen der letzteren wissenschaftlich festgestellt. In meiner Untersuchung: »Über das Bewegungsorgan und die periodischen Bewegungen der Blätter von Phaseolus und Oxalis« bot. Zeitung 1857 beschäftigte ich mich mit derselben Erscheinung. Die Ansichten über Gewebespannung wurden jedoch später durch verschiedene Publikationen HOFMEISTERS in eine unrichtige Bahn geleitet, weil derselbe wesentlich nur die Zellhäute, aber nicht hinreichend den Druck zwischen Zellsaft und Wand beachtete. Ich habe dann in meinem »Lehrbuch der Bot.« zumal in der III. und IV. Auflage die Theorie der Gewebespannung als Folge der Turgescenz der Zellen in die Bahn geleitet, der sie bis jetzt weiter gefolgt ist.

9) Die erwähnte Krümmung von etwas abgewelkten Keimwurzeln, welche horizontal auf eine Wasserfläche gelegt sich aufwärts krümmen, wurde von CIESIELSKI zwar zuerst beobachtet, aber für ein Wachsthumsphänomen gehalten. Die richtige Erklärung habe ich in den »Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg« Bd. I. pag. 395—401 gegeben.

10) Die Bedeutung der die Gefäßbündel begleitenden oder ohne diese unter der Epidermis oder im parenchymatischen Grundgewebe verlaufenden Stränge und Schichten von verholzten, sklerenchymatischen Zellen, zumal bei den Monocotylen als Mittel für die Biegungsfestigkeit der Stengel und Blätter, wurde zuerst von SCHWENDENER in seinem Buch: »Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen« Leipzig 1874 richtig erkannt und mechanisch begründet. Dass SCHWENDENER diese Gewebeformen als Bast in die Wissenschaft einzuführen suchte, war jedoch ein Missgriff. Der

Steifungsring im Blüthenschaft der Alliumarten z. B. besteht aus parenchymatischem Grundgewebe, dessen Zellen nur enger, dickwandiger und stark verholzt sind. Auch finde ich, dass SCHWENDENER zu wenig Nachdruck auf die Thatsache legte, dass die Biegungsfestigkeit der in lebhaftem Längenwachsthum begriffenen Stengel auf einem ganz anderen Princip beruhen muss, da bei diesen die fraglichen Stränge und Schichten noch nicht verholzt und in Folge dessen sehr dehnbar sind. SCHWENDENER's Untersuchungen geben im Wesentlichen nur Rechenschaft über die Biegungsfestigkeit der bereits ausgewachsenen Internodien und Blätter.

11) Das durch Schütteln oder Stoßen hervorgebrachte Nicken und Überhängen wachsender Gipfeltheile von Sprossen wurde von HOFMEISTER zuerst näher untersucht, aber irrthümlicherweise für eine Reizerscheinung gehalten. Ich habe in der III. Auflage meines Lehrbuches 1873 die wahre Erklärung dieser Erscheinung aus der großen Biegsamkeit und geringen Elasticität wachsender Sprossaxen gegeben.

DRITTE REIHE.

DIE ERNÄHRUNG.

XIV. Vorlesung.

Die Wasserströmung in den transpirirenden Landpflanzen.

Die Pflanzen bedürfen des Wassers zum Wachsthum der jüngeren Organe, deren Zellen durch endosmotische Wasseraufnahme ausgedehnt werden müssen. Zugleich dient das aufgenommene Wasser zur Herstellung chemischer Verbindungen bei der Ernährung, und wenn die Oberflächen der Sprosse mit der Atmosphäre in Berührung sind, wird ein Theil des aufgenommenen Wassers in Form von Dampf ausgehaucht — ein Verlust, der durch neue Wasserzufuhr wieder ersetzt werden muss, wenn nicht schließlich vollständige Austrocknung erfolgen soll. Es hängt nun ganz wesentlich von der Natur einer Pflanze und ihrer Lebensweise ab, wie sich die Wasseraufnahme und Abgabe gestaltet; es leuchtet im Voraus ein, dass diese Verhältnisse bei unter Wasser getauchten oder bei unterirdisch wachsenden Pflanzen andere sein werden, als bei solchen, welche große Verdunstungsflächen an der Luft ausbreiten; und bei diesen wird es wieder darauf ankommen, ob sie, wie die meisten Laubmoose und Flechten, klein sind und gelegentliche Austrocknung ihres Körpers ertragen, oder ob wir es mit größeren, höher organisirten Pflanzen zu thun haben, deren Wurzelsystem in feuchter Erde ausgebreitet, deren assimilirende Laubsprosse in freier Luft sich entfalten und eine stärkere Austrocknung dabei nicht ertragen. Im letzteren Falle befinden sich ganz besonders die aufrecht wachsenden oder kletternden Farne, Coniferen und Blüthenpflanzen. Bei der großen Mannigfaltigkeit der Verhältnisse, die sich hier darbietet, ist es zweckmäßig, unsere Betrachtungen zunächst an einen typischen Fall, der uns die einschlägigen Verhältnisse nach allen Seiten hin klar erkennen lässt, anzuknüpfen: wir denken uns zu diesem Zweck etwa einen Baum oder auch eine einjährige Pflanze, deren Stamm aufrecht steht und seine Blattkrone in der Luft entfaltet, also Pflanzen von der Gesammtform, wie wir sie bei dem Tabak, der Sonnenrose, bei gewöhnlichen Palmen, Tannen und Fichten oder bei Pappeln, Eichen oder anderen Laubbäumen vorfinden.

Wenn bei derartigen Pflanzen die Knospentheile am Gipfel austreiben und sich entfalten sollen, so bedürfen sie dazu eines Quantums Wasser, welches beinahe so groß ist wie das Volumen der zu bildenden Organe selbst, denn diese bestehen im frisch ausgewachsenen Zustand zu ungefähr $^9/_{10}$ und mehr ihres Volumens aus Wasser. Dieses Wasser aber wird tief unten von den Wurzeln aus der Erde aufgenommen und muss also durch den Stamm den wachsenden Sprossen zugeführt werden. — Sobald nun aber die Blätter der letzteren entfaltet sind, geben sie beständig Wasserdampf an die Atmosphäre ab und wie man an abgeschnittenen Sprossen leicht wahrnehmen kann, würden sie in einigen Tagen vollständig vertrocknen, wenn ihnen nicht beständig Wasser durch den Stamm von den Wurzeln her zugeführt würde. Die Erfahrung zeigt nun, dass die Wassermengen, welche zu dem letztgenannten Zweck verbraucht werden, bei Landpflanzen mit großer und dünner Blattfläche innerhalb einer Vegetationsperiode so groß sein können, dass das dabei in Betracht kommende Wasservolumen vielemal größer ist als das Volumen der ganzen Pflanze selbst. Wir haben es hier also mit einer ungemein ausgiebigen Leistung zu thun und indem wir einstweilen alle übrigen Wasserbewegungen in der Pflanze unberücksichtigt lassen, beschäftigen wir uns zunächst ausschließlich mit der zuletzt angedeuteten Erscheinung, welche durch die Wasserverdunstung an den Blattflächen hervorgerufen wird, die wir am besten als die Wasserströmung der transpirirenden Landpflanzen bezeichnen können. Hat man sich die hier stattfindenden und mitwirkenden Verhältnisse klar gemacht, so ist es dann leicht, auf deduktivem Wege auch die Vorgänge der Wasserbewegung in anderen Pflanzen zu begreifen.

Zunächst wird es gut sein, den Zweck zu bezeichnen, um deswillen die Wasserströmung durch die Transpiration der Blätter hervorgerufen wird: die grünen, chlorophyllhaltigen Blätter sind, wie schon früher mehrfach erwähnt wurde, die Assimilationsorgane der Pflanzen, sie sind es, in deren Zellen die aus der Luft aufgenommene Kohlensäure zersetzt und dazu benutzt wird, kohlenstoffhaltige Pflanzensubstanz zu erzeugen. Zur Bildung derselben ist auch Wasser nöthig, aber außerdem weiß man und wird später ausführlich dargelegt werden, dass auch eine Reihe von Salzen, welche die Wurzeln aus der Erde aufnehmen, durchaus nothwendig sind, wenn der Assimilationsprocess in den chlorophyllhaltigen Zellen stattfinden soll. Diese Salze, zumal schwefelsaures und phosphorsaures Calcium und Magnesium, Kalisalpeter und Eisensalze, müssen also den grünen Blattflächen zum Zweck der Erzeugung organischer Substanz zugeführt werden; dies geschieht aber in der Weise, dass eine äußerst verdünnte Lösung dieser Salze, die sich mit gewöhnlichem Trinkwasser ohne Weiteres vergleichen lässt, von den Wurzeln her durch den Stamm in die Blätter einfließt. Bei dem geringen Salzgehalt des zufließenden Wassers jedoch würde von den Nahrungsstoffen nur äußerst wenig in die assimilirenden Zellen eingeführt

werden, wenn es bei dem bloßen, einfachen Zufluss verbliebe. Allein die assimilirenden Blätter werden durch die Wärme der umgebenden Luft, ganz besonders aber durch die Lichtstrahlen veranlasst, das in sie eingeströmte Wasser in Form von Dampf entweichen zu lassen; dadurch aber ist die Möglichkeit gegeben, dass ein neues Quantum von mit Nährstoff versehenem Wasser von den Wurzeln her ihnen zufließt; so wird durch die Verdunstung oder Transpiration ein beständiger Zufluss in die Assimilationsorgane ermöglicht: indem das Wasser aus diesen verdunstet, bleiben die von ihm mitgebrachten Salze des Bodens in den assimilirenden Blattzellen zurück und betheiligen sich an den chemischen Processen der Ernährung. Sonderbarer Weise ist diese so naheliegende Bedeutung der Wasserströmung, sofern sie durch Transpiration veranlasst wird, bisher fast ganz missverstanden worden, ja es hat nicht an kurzsichtigen Leuten gefehlt, welche die Transpiration der Landpflanzen für eine fehlerhafte Einrichtung gehalten haben, die nothdürftig durch die Wasserströmung wieder ausgeglichen werde. Faktisch aber ist die gesammte Organisation einer Landpflanze überhaupt nur begreiflich, wenn man den bezeichneten Zweck der Wasserströmung im Auge behält. Die Umkleidung des Stammes mit einer gegen Verdunstung resistenten, an Spaltöffnungen armen Epidermis oder bei Holzpflanzen gar mit einem dicken Periderm und bei größeren Bäumen mit Borke hat wesentlich nur den Zweck, das im Stamm aufsteigende Nahrungswasser gegen Verdunstung zu schützen; ebenso ist die geringe Dicke und große Flächenbildung der Blätter verbunden mit der Existenz der Spaltöffnungen, welche millionenfach die Epidermis durchbohren und je nach Umständen sich schließen oder öffnen können, nur dann begreiflich, wenn man weiß, dass diese Einrichtungen dazu dienen, die Dampfbildung zu bewirken und zu reguliren, um den Zustrom neuen Nahrungswassers in die Assimilationsorgane nach Bedarf zu ermöglichen. Wo ein solcher nicht nöthig ist, wie bei den untergetauchten Wasserpflanzen, da fehlen auch die genannten Einrichtungen und bei Landpflanzen, denen eine große Transpirationsfläche und somit auch eine große Assimilationsfläche fehlt, wie bei den Cactusarten und Crassulaceen, ist auch die Ernährung und demensprechend das Wachsthum verhältnissmäßig schwach. Wenn man in sehr unüberlegter Weise geltend zu machen gesucht hat, dass Landpflanzen ja auch in dampfgesättigtem Raum, wo die Transpiration an den Assimilationsflächen nicht möglich sei, doch noch assimiliren und wachsen, so hat man dabei übersehen, dass es sich in solchen Fällen eben nur um eine äußerst schwache Assimilation, dementsprechend auch um eine sehr geringe Zufuhr von Nahrungswasser zu den Blättern handelt, — eine Zufuhr, die auch, wie man beweisen kann, in so geringem Grade ohne Transpirationsströmung möglich ist. Zudem liegt der Irrthum zu Grunde, als ob es überhaupt möglich wäre, eine auch nur 50 cm hohe Landpflanze in einem constant mit Wasserdampf gesättigten Raum zu erhalten, vielmehr findet sie auch in

diesem, da eine Dampfsättigung äußerst schwer zu erzielen ist, noch Gelegenheit, zu transpiriren und einen schwachen Wasserstrom zu unterhalten. Man versuche es nur, irgend einen Baum oder selbst nur eine Sonnenrose oder einen Ricinus mit wirklicher Verhinderung aller Transpiration und völliger Aufhebung des Wasserstromes zu normaler kräftiger Entwicklung zu bringen und man wird schon sehen, was damit herauskommt. Jeder Pflanzenzüchter weiß, dass Landpflanzen in sehr feuchter Luft, also bei geringer Wasserströmung, erwachsen, viel zu substanzarm und wassereich sind, um als gesunde Pflanzen gelten zu können.

Bei der hohen Wichtigkeit der durch Transpiration hervorgerufenen Wasserströmung für das gesammte Gedeihen der Landpflanzen, deren wesentlichste Organisationsverhältnisse dieser Funktion gewidmet sind, lohnt es schon die Mühe, die hier einschlägigen Erscheinungen näher in Betracht zu ziehen und vor Allem diejenigen organischen Einrichtungen zu untersuchen, welche speciell der Wasserströmung dienen, und die Mechanik der merkwürdigen Bewegung derselben kennen zu lernen.

Zunächst kommt es darauf an, sich zu überzeugen, dass die Blätter beständig beträchtliche Quantitäten von Wasserdampf aushauchen: man braucht nur ein abgeschnittenes Blatt auf eine Wagschale zu legen, um zu bemerken, dass es beständig leichter wird, um endlich ganz auszutrocknen, was eben durch das Entweichen des Wasserdampfes geschieht. Ebenso welkt und vertrocknet schließlich eine Pflanze, wenn sie in einem Blumentopf eingewurzelt nicht begossen wird. Lässt man eine Pflanze in einem gläsernen oder metallenen Gefäß, welches mit nahrhafter Erde gefüllt ist, erwachsen, so dass eine größere Zahl grüner Blätter sich entfaltet hat, verschließt man dann die Oberfläche des Gefäßes mit einem aus zwei Hälften bestehenden Deckel, der in der Mitte nur den Stamm durchlässt, und setzt man das Ganze auf eine Wage, deren Gleichgewicht zunächst hergestellt wird, so bemerkt man, dass die mit der Pflanze belastete Wagschale leichter wird, sich hebt, obgleich aus dem die Wurzeln umschließenden Gefäß kein Wasser verdampfen kann; dies geschieht vielmehr durch die Blätter, und hat man zu diesem Versuch etwa eine Tabakspflanze, deren gesammte Blattfläche auch nur einige Quadratdecimeter beträgt, benutzt und den Versuch bei gewöhnlichem Tageslicht oder gar im Sonnenschein angestellt, so zeigt die Wage einen Transpirationsverlust von einem oder mehreren Cubikcentimetern Wasser per Stunde an und es ist leicht zu berechnen, dass im Laufe weniger Tage dieselbe Pflanze einige Hundert Cubikcentimeter Wasser aus ihren Blättern verdunstet, mehr als ihr eigenes Volumen beträgt. Viel schöner tritt diese Wirkung hervor, wenn man Mais, Tabak, Bohnen, Kohl oder andere Pflanzen überhaupt nicht in Erde, sondern in wässeriger Nährstofflösung ihre Wurzeln entwickeln lässt. Verschließt man das gläserne Gefäß, in welchem sich die Nährstofflösung mit den Wurzeln der Pflanze befindet, mit einem halbirten Kork, der den Stamm knapp durchlässt, so

sieht man, wie das Niveau der Nährstofflösung von Tag zu Tage sinkt und wie im Laufe mehrerer Tage schließlich die ganze Flüssigkeit aus dem Gefäß verschwindet, soweit die Wurzeln hinabreichen. Die ganze Masse dieses Wassers ist durch den Stamm in die grünen Blätter hinaufgestiegen, um dort zu verdunsten. Will man sich davon überzeugen, was freilich bei einiger Überlegung kaum nöthig ist, dass Wasserdampf wirklich aus den Blättern kommt, so genügt es, eine in der letztgenannten Weise hergerichtete Pflanze mit einer vorher kalt gemachten Glasglocke zu überdecken: der aus den Blättern entweichende Wasserdampf schlägt sich alsbald an der Glaswand in Form von Tropfen nieder und rinnt herab; freilich würde man auf diese Weise kein Maß für die Verdunstung in freier Luft gewinnen, weil der Raum unter der Glasglocke sich mit Wasserdampf beinahe sättigt und dann die weitere Transpiration der Blätter fast ganz verhindert. Man könnte aber unter die Glasglocke eine Wasser anziehende Substanz bringen z. B. Schwefelsäure oder Chlorcalcium, dann würden die von der Pflanze ausgehauchten Dämpfe von diesen Substanzen aufgesogen, die Sättigung der die Blätter umgebenden Luft mit Dampf gehindert und die Gewichtszunahme der genannten Substanzen würde das in einer gegebenen Zeit ausgehauchte Wasserquantum anzeigen. Stehen Pflanzen mit größeren Blättern im zeitigen Frühjahr oder Herbst hinter einem geschlossenen Fenster, so bemerkt man Morgens, dass an den Stellen der Glasscheiben, wo Blattoberflächen ihnen nahe liegen, ein Anflug von Wasser, welches aus den Blättern verdunstet, an den erkalteten Scheiben sich niedergeschlagen hat.

Es wäre übrigens eine ganz vergebliche Mühe, aus Versuchen der oben beschriebenen Art für irgend eine Pflanze genau angeben zu wollen, wieviel Wasser sie an einem Tage oder in einer Woche in Form von Wasserdampf abgiebt und durch die Wurzeln aufnimmt. Die Transpiration hängt von der Umgebung der Pflanze ebenso sehr wie von ihrer eigenen Organisation ab; die Erfahrung zeigt, dass mit zunehmender Wärme und Trockenheit der Luft, besonders aber bei zunehmender Intensität der Beleuchtung, die Dampfbildung aus den Blättern gesteigert wird; bei feuchter Luft oder wenn Nebel, Thaubildung und Regen die Blattflächen mit Wasserniederschlägen bedeckt, wird selbstverständlich nur wenig oder gar kein Wasserdampf aus diesen Organen entweichen können: die Transpiration und dementsprechend die Ausgiebigkeit der Wasserströmung in der Pflanze hängt also von dem Wechsel der äußeren Umstände ab und soweit die Erfahrung lehrt, ist auch das Gedeihen der Pflanzen innerhalb eines weiten Spielraumes dieser Verhältnisse nicht gehindert, nur die Extreme müssen vermieden werden, denn ebenso wie einer Landpflanze die Verhinderung der Transpiration auf die Dauer schädlich ist, kann auch eine allzu starke Dampfbildung an den Blättern bei heißem Sonnenschein dahin führen, dass die Wurzeln nicht gleichzeitig ebensoviel Wasser aufnehmen, wie an den

Blättern abgegeben wird, so dass diese letzteren welken, — eine Ersche
nung, die man an sehr heißen Julitagen bei trockenem Wetter häufig gen
wahrnimmt, die aber ohne Schaden vorübergeht, wenn am Abend die Te
peratur sinkt, die relative Luftfeuchtigkeit sich steigert nnd die Transpir
tion soweit vermindert wird, dass die Wasserzufuhr von den Wurzeln h
hinreicht, die Blätter wieder straff und frisch zu machen d. h. mit Wass
anzufüllen.

Wenn es nun auch nicht möglich ist, eine bestimmte Zahl für d
Quantität des innerhalb einer gegebenen Pflanze während einer Vegetation
periode aufwärts beförderten Wassers anzugeben, so hat es doch immerh
einiges Interesse zu wissen, wie hoch möglicherweise im Maximum die v
dem Wasserstrom in die Blätter hinaufbeförderte Wassermenge steig
kann. Dass eine einigermaßen kräftige Tabakpflanze zur Blüthezeit, eben
eine Sonnenrose von Manneshöhe, eine Kürbispflanze mit 15 oder 20 groß
Blättern in dem Zeitraum eines warmen Julitages 800—1000 Cubikcen
meter Wasser aufnimmt und verdunstet, ist gewiss keine Seltenheit, u
soweit man nach dem Wasserverbrauch abgeschnittener Baumäste, welc
mit der Schnittfläche in Wasser gestellt sind, urtheilen darf, mag man gla
ben, dass große Obstbäume, Eichen, Pappeln u. dgl. täglich 50—100 u
mehr Liter Wasser aufnehmen, durch den Stamm emporleiten und aus d
Blättern verdampfen lassen [1]). Diese großen Wassermassen werden nun, d
Richtung der Schwerkraft entgegengesetzt, bei hohen Bäumen auf 50—1
Meter Höhe emporgehoben und es leuchtet ein, dass die Pflanze damit ei
Arbeit leistet, deren Größe am einfachsten deutlich wird, wenn man si
denkt, dass dieselbe Wassermasse etwa mittels einer Rolle von einem A
beiter bis zu der gegebenen Höhe hinaufgezogen werden sollte. Die Pflan
freilich macht es ganz anders und wir wollen jetzt sehen, wie sie es mach

Zunächst kommt es darauf an festzustellen, in welchem Theil, d. h. i
welchem Gewebe der Wurzeln, des Stammes, der Blätter das Wasser sic
bewegt. Die Antwort lässt sich, wie schon seit fast 200 Jahren bekann
kurz dahin geben, dass es bei den eigentlichen Holzpflanzen, also bei de
Coniferen und Dicotylen der Holzkörper ist, durch welchen die Wasse
strömung emporsteigt. Bei den genannten Pflanzen ist der Beweis für die
Behauptung leicht zu liefern: man braucht eben nur durch einen doppelte
Ringschnitt am Stamm einen Rindenring abzutrennen und so alle außerha
des Holzkörpers liegenden Gewebeschichten vollständig zu unterbreche
Es ist gut, das ringförmig entblößte Holz mit Staniol oder mit einem ander
die Austrocknung verhindernden Körper fest zu umwickeln. Würde ni
der aufsteigende Wasserstrom ganz oder auch nur zum geringen Theil dur
die verschiedenen Gewebe des Rindenkörpers fortgeleitet, so müsste si
das in kurzer Zeit dadurch zu erkennen geben, dass die Blätter des Baum
welken und schließlich vertrocknen, was jedoch nicht geschieht: sie bleib
vielmehr völlig frisch und beweisen dadurch, dass trotz der Unterbrechu

ıde noch gerade so viel Wasser ihnen zufließt, als sie für ihre Tran-
ɔn benöthigen. Das Mark in der Mitte des Stammes kommt gar nicht
acht, denn es ist trocken oder bereits zerstört, auf alle Fälle bei
en Baumstämmen seiner Masse nach viel zu gering, um hier in Be-
zu kommen. Aber auch das gewöhnlich dunkler gefärbte und härtere
ılz des Stammes und der älteren Äste kommt bei der Wasserleitung
n Betracht; denn entfernt man mit dem Rindenring zugleich auch
Ring des Splint-
so dass nur
rn unbeschädigt
dann verräth
elken der Blatt-
dass die Wasser-
aufgehört hat.
also kurz gesagt
lintholz, in wel-
ler Wasserstrom
ıme emporsteigt;
ıch innerhalb des
s herrscht eine
iedenheit, inso-
ıs dichte Herbst-
ines jeden Jah-
es weniger lei-
hig ist als das
llige Frühjahrs-
esselben Ringes
scheint sogar.
uf diese Weise
ıhjahrsholz eines

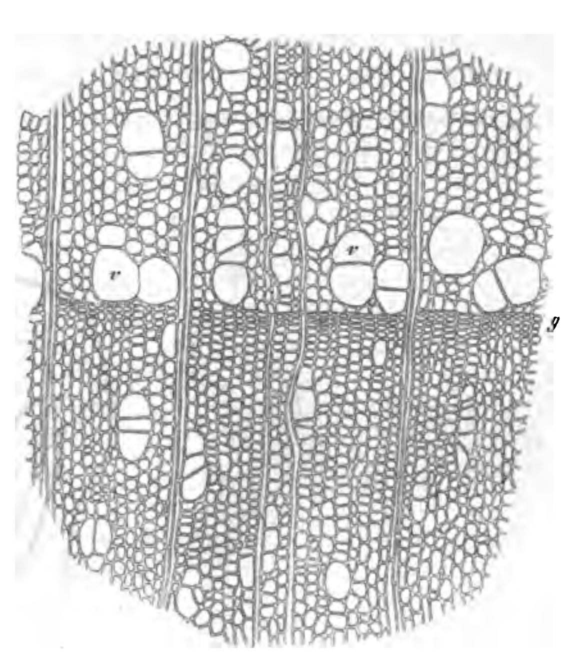
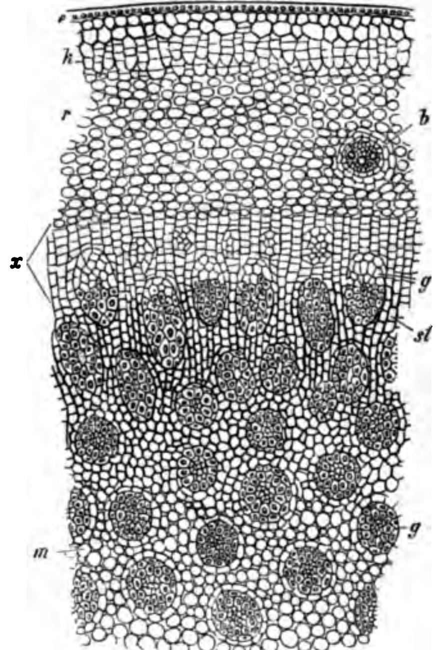


Fig. 192. Querschnitt des Holzes von Rhamnus Frangula; *g* Herbstholz des älteren, *v v* Gefäße des Frühlingsholzes des jüngeren Jahresringes (nach Rossmann).

inzelnen Jahresringes eine isolirte leitende Schicht darstellt, welche
nmittelbar mit der gleichnamigen Schicht eines älteren oder jüngeren
inges in Communikation steht.[2])

nun durch die obengenannten Experimente zunächst für den com-
Holzkörper der Coniferen und Dicotylen erwiesen, dass in ihm allein
steigende Wasserstrom sich bewegt, so ist dagegen ein so einfacher
bei den Monocotylen und Baumfarnen nicht möglich. Diese bilden
tlich keinen eigentlichen Holzkörper; verholzte Zellen finden sich
ı den vereinzelt und isolirt verlaufenden Gefäßbündeln innerhalb
äßtheiles derselben, allein die Quantität dieses Gefäßbündelholzes
ering, dass es kaum begreiflich erscheint, wie durch diese dünnen,
ten Stränge der mächtigen Blattkrone z. B. einer Dattelpalme das
Verdunstungswasser zugeführt werden soll; zudem ist die Verbin-

dung der Gefäßbündel im Palmenstamm der Annahme ungünstig, dass nur die Gefäßtheile der einzelnen Bündel die Wasserleitung besorgen könnten. Die Gefäßbündel der Palmenstämme beginnen unten als haarfeine Stränge, die sich nur mit äußerst schmalem Querschnitt an die älteren, in die Blätter ausbiegenden Stränge ansetzen. Die Schwierigkeit scheint aber beseitigt, wenn man gleichzeitig und vorwiegend die sklerenchymatischen, dicken, verholzten Gefäßbündelscheiden als die wasserleitenden Organe der Palmen, Dracaenen und anderer Monocotylen in Anspruch nimmt. In ihrem anatomischen und feinsten Bau, sowie durch ihre Verholzung gleichen diese Sklerenchymstränge ohnehin dem festeren Theile des echten Holzes und



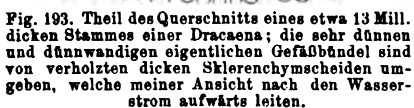

Fig. 193. Theil des Querschnitts eines etwa 13 Mill. dicken Stammes einer Dracaena; die sehr dünnen und dünnwandigen eigentlichen Gefäßbündel sind von verholzten dicken Sklerenchymscheiden umgeben, welche meiner Ansicht nach den Wasserstrom aufwärts leiten.



Fig. 194. Querschnitt des Stammes von Cyathea Imrayana (nat. Gr.); alle ganz schwarzen Streifen s s' bedeuten verholztes Sklerenchym; die grauen Streifen und Punkte Gefäßbündel a (de Bary).

bei dem beträchtlichen Querschnitt derselben ist weit eher zu glauben, dass in ihnen die beträchtliche Wassermenge, welche in der Blattkrone verdunstet, emporsteigt. Sollte sich diese Annahme, die ich für mehr als wahrscheinlich halte, bestätigen, so wird man auch die sklerenchymatischen Gefäßbündelscheiden im Stamm und in den Blattstielen der großen Farne in derselben Weise in Anspruch nehmen dürfen.

Die Nothwendigkeit der Annahme, dass es nicht oder nur in sehr untergeordnetem Grade der verholzte Gefäßtheil in den Gefäßbündeln der Monocotylen selbst ist, der den aufsteigenden Wasserstrom emporleitet,

dass vielmehr die verholzten Sklerenchymschichten dabei die Hauptrolle spielen, leuchtet besonders deutlich ein, wenn man in diesem Sinne den Querschnitt von dem Gefäßbündel einer grasartigen Pflanze, wie Fig. 195, betrachtet, wo der verholzte Gefäßtheil oder das Xylem auf der Querschnittsfläche nur einen unbeträchtlichen Bruchtheil von der Querschnittsfläche der Sklerenchymscheide darstellt. Zudem stimmen in derartigen Fällen die faserförmigen Elemente der letzteren mit den eigentlichen Holzfasern des secundären dicotylen Holzes in allen wesentlichen Punkten überein. In anderen Fällen, wie in den Schäften der Alliumarten, ist der Hohlcylinder von Sklerenchym allerdings nur verholztes Parenchym, aber gerade in diesem Fall, ähnlich wie bei den Piperaceen, wäre nicht einzusehen, in welchen Gewebeformen der Wasserstrom aufsteigen sollte, wenn nicht in den Sklerenchymschichten. Auch bei Dicotylen ist es häufig genug, dass

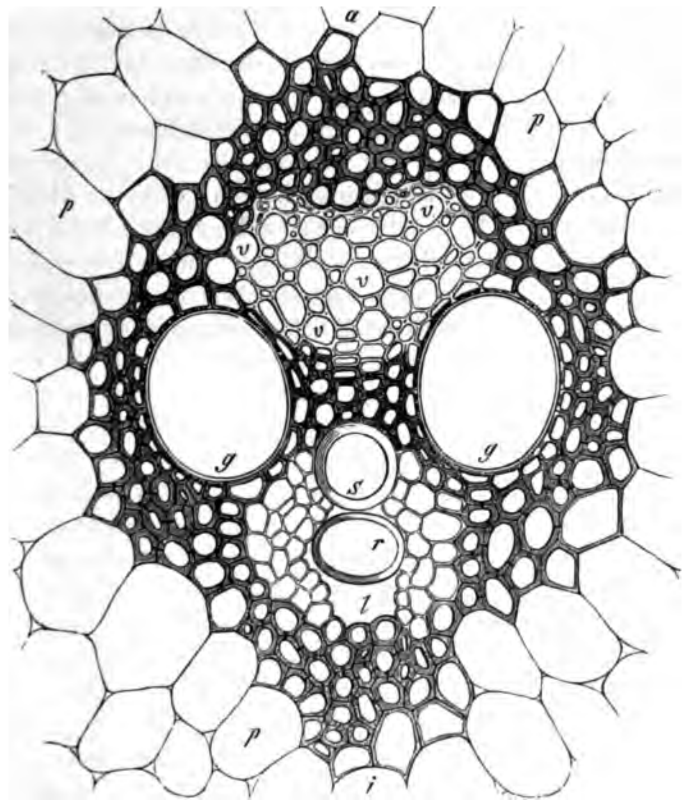


Fig. 195. Querschnitt eines Gefäßbündels im Stamm von Zea Mais; es besteht aus den Theilen *v*, *g*, *s*, *r*, *l*; *pp* ist dünnwandiges Parenchym des Grundgewebes; — abgesehen von den verholzten Zellen zwischen *l* und *g* stellt nur die dunkelschraffirte Sklerenchymscheide, welche das Gefäßbündel umgiebt, eine ansehnliche Holzschicht dar, welche zur Fortleitung des aufsteigenden Wasserstromes geeignet scheint.

neben schwachen, holzarmen Gefäßbündeln verholzte Sklerenchymstränge und Sklerenchymschichten die Sprossaxen durchlaufen.

Man hat bisher alle diese Sklerenchymgebilde nur als Mittel zur Ve stärkung der Biegungsfestigkeit, was sie ja ebenso wie das echte Holz au sind, betrachtet; ich komme dagegen zu dem Schluss, dass alle verholzt Gewebeschichten, welche von der Wurzel aus durch den Stamm bis in c transpirirenden Organe sich continuirlich verfolgen lassen, dem Transp rationsstrom als Leitungsorgane dienen, während sie zugleich als biegung feste Massen von Nutzen sind.

Das Holz und verholzte Sklerenchym ist sicherlich nicht allein Stande, Wasser innerhalb der Pflanzen fortzutransportiren, vielmehr ze die einfache Erwägung, dass große Früchte, wie die der Kürbisse, enor Wassermassen in ihr parenchymatisches Gewebe aufnehmen, ohne d entsprechende verholzte Stränge dasselbe vom Stamme her durchziehe ebenso zeigt die Wasseraufnahme in alle jungen Knospentheile, sowie saftige, nicht verholzte Rüben und Knollen, dass eine Wasserbewegu auch ohne das Vorhandensein verholzter Zellwände im parenchymatisch Gewebe möglich ist. Was aber das Holz auszeichnet, das ist die große G schwindigkeit, womit die Wassertheilchen in ihm sich bewegen können u gerade diese Geschwindigkeit ist nöthig, wenn es sich um den hier betrac teten Transpirationsstrom der Landpflanzen handelt. Daher sehen w auch, dass selbst sehr hoch organisirte Pflanzen, wenn sie nicht oder n sehr wenig transpiriren, keine oder nur sehr dünne Holzbündel besitzen, z. B. die submersen und schwimmenden phanerogamen Wasserpflanzen, vorwiegend unterirdisch heranwachsenden Wurzelschmarotzer, wie Balanophoren u. s. w. Die verholzten Schichten und Stränge in den Wu zeln, Stämmen und Blattstielen der Landpflanzen dienen also der rasch Wasserbewegung, welche durch die Transpiration veranlasst wird, won nicht ausgeschlossen ist, dass auch in allen übrigen Gewebeformen dies Pflanzen Wasserbewegungen der mannigfaltigsten Art, aber langsam, stat finden können. Zunächst ist ja ganz gewiss, dass das Wasser in die jün geren Saugwurzeln durch die äußeren parenchymatischen Gewebeschichte eindringen muss, um bis zu den axilen Holzbündeln zu gelangen, ebenso i andrerseits leicht einzusehen, dass die dünnen Holzbündel, welche vo Blattstiel aus innerhalb der Lamina als Nervatur sich ausbreiten und ve zweigen, ihr Wasser den chlorophyllhaltigen Parenchymzellen des Blatt übergeben, um derentwillen ja die ganze Mechanik der Wasserströmung Bewegung gesetzt wird. Ebenso bedarf das Rindenparenchym der Spros axen und selbst die Epidermis derselben gewisser Wassermengen, um d wenn auch schwache Verdunstung an ihren Oberflächen zu ersetzen, u es ist nicht zweifelhaft, dass sie dasselbe aus dem in den Holzschichten au steigenden Strom seitwärts an sich zieht. Endlich belehrt uns das Welke und wieder turgescent Werden sehr parenchymreicher Sprossaxen un dicker Blattstiele, dass das in den Holzbündeln aufsteigende Wasser auc in die Parenchymschichten übertritt, weil sonst die Wiederherstellung de

Turgescenz nicht möglich wäre. Was aber alle diese Wasserströmungen in nicht verholzten Geweben auszeichnet, ist die Langsamkeit und Schwierigkeit, womit sie stattfinden, und dies spricht sich deutlich in der Gesammtorganisation der Landpflanzen aus. Der Verlauf der das Wasser zuführenden Holzbündel in den Blättern ist so geregelt, die Verzweigungen der Nervatur

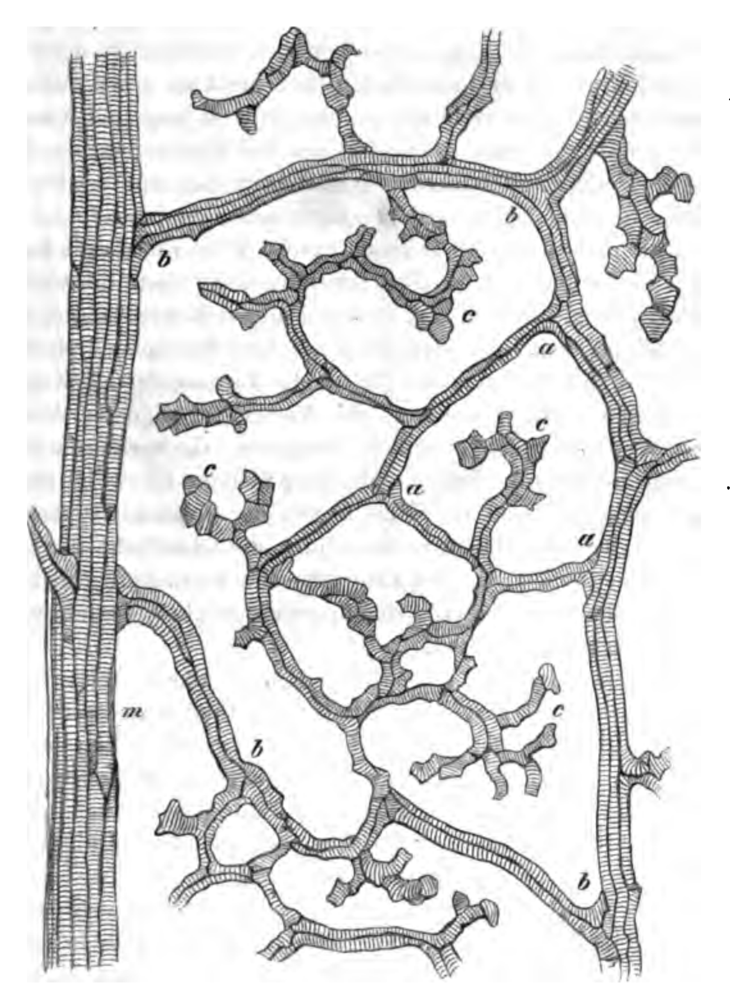


Fig. 196. Verholzte, wasserleitende Spiralfaserzellen in der Nervatur des Blattes von Anthyllis vulneraria. Die Zwischenräume der von ihnen umschlossenen Areolen sind mit dem transpirirenden Assimilationsgewebe ausgefüllt.

so beschaffen, dass das in der letzteren herbeigeführte Wasser nur äußerst kurze Wege zu beschreiben braucht, um in sämmtliche Parenchymzellen des Blattes einzutreten. Wir sehen hier auch zugleich die Ursache, warum die Nervatur zumal der stark transpirirenden, dünnen Dicotylenblätter die ganze Blattfläche in so zahlreiche, äußerst kleine Areolen eintheilt, weil

dadurch die Wege der Wassertheilchen in dem schlecht leitenden Parenchym auf das Äußerste verkürzt werden. Ebenso ist der Weg, den das Wasser aus den Holztheilen des Stammes quer in die Rinde zu nehmen hat, immer nur einige Millimeter lang, obgleich eine rasche Zufuhr hier nicht einmal nöthig ist. Wenn große Kürbisfrüchte, Aepfel und Birnen, ebenso Rüben und Knollen nach und nach große Wassermassen in ihr parenchymatisches Gewebe aufnehmen, ohne doch von kräftigen Holzbündeln durchzogen zu sein, so handelt es sich in diesen Fällen eben nicht um einen raschen Transpirationsstrom, sondern vielmehr um eine äußerst langsame Wasserbewegung, die gerade ausgiebig genug ist, um das Wachsthum, die Volumenzunahme der Zellen zu bewirken. Im Gegensatz dazu finden wir den Holzkörper oder die ihm gleichwerthigen Gewebestränge immer um so stärker entwickelt, je mehr es darauf ankommt, große Wassermassen in kurzer Zeit nach weit entfernten und großen Transpirationsflächen hinzuleiten und, merkwürdig genug, bestätigt sich auch bei diesen Betrachtungen, dass dieselbe Vertheilung der verholzten Schichten und Stränge, durch welche im Stamm und in der Nervatur der Blätter die Biegungsfestigkeit gewonnen wird, auch gleichzeitig dazu dient, das Wasser in geeigneter Weise an die schlecht leitenden Parenchymmassen abzugeben: die verholzten Steifungsgewebe sind innerhalb schlanker, aufrechter Stämme nicht bloß deshalb der Peripherie genähert, weil sie so am besten der Biegungsfestigkeit dienen, sondern auch weil der Wasserverlust durch die Oberfläche der Epidermis so am leichtesten ersetzt werden kann; dieselbe Betrachtung zeigt, dass die Nervatur der Blätter gleichzeitig der Biegungsfestigkeit derselben und der geeigneten Wasserzufuhr dient.

Das Holz ist also mit der specifisch ihm zukommenden Eigenschaft begabt, rasche Wasserbewegungen in sich stattfinden zu lassen, es ist daher von Interesse zu wissen, wie schnell ein Wassertheilchen unter besonders günstigen Umständen, nämlich bei sehr starker Transpiration der Blätter, im Holz des Stammes sich bewegt. Zahlreiche Versuche, welche ich in dieser Richtung mit verschiedenen Pflanzenarten angestellt habe, lieferten das Ergebniss, dass häufig innerhalb einer Stunde ein Weg von 50—80, 100, zuweilen selbst von 200 Centimetern von einem Wassertheilchen im Holz zurückgelegt wird. Es versteht sich von selbst, dass bei schwacher Transpiration der Blätter, bei geringem Wasserverbrauch auch die Geschwindigkeit der Zufuhr im Holz sich vermindert und dass bei völligem Stillstand der Transpiration die Bewegung im Holz ebenfalls stillsteht oder doch auf eine minimale Größe sinkt, falls eine geringe Wasserzufuhr zum Zweck des Wachsthums höher liegender Theile nöthig wäre. Früher versuchte man auf verschiedene Weise eine Vorstellung von der Geschwindigkeit des aufsteigenden Wasserstromes zu gewinnen, allein alle die verschiedenen Methoden, die man dazu anwandte, haben sich als höchst fehlerhaft erwiesen, und vor Allem habe ich gezeigt, dass Versuche mit abgeschnit-

tenen Zweigen für unseren Zweck ein- für allemal zu verwerfen sind und dass ebenso die seit Jahrhunderten gemachten Experimente, bei denen man Farbstofflösungen im Holz aufsteigen ließ, nothwendig zu kleine Geschwindigkeiten angeben müssen, wie man leicht einsieht, wenn beachtet wird, dass die Färbung der Holzzellwände eben darin besteht, dass diese den Farbstoff an sich reißen und festhalten, während das Lösungswasser, welches auf diese Weise von Farbstoff befreit worden ist, im Holz vorauseilt. Sehr deutlich kann man sich dies durch den hier abgebildeten Apparat versinnlichen: ein Streifen Filtrirpapier hängt mit seinem unteren Ende in einer Farbstofflösung *a* z. B. von Anilinviolett oder Indigo; schon wenige Minuten nach dem Eintauchen erkennt man, dass eine Zersetzung der Flüssigkeit eingetreten ist: die obere Grenze des gefärbten Theiles *d* steigt nur langsam in dem Papierstreifen empor, während das von dem Farbstoff befreite Lösungsmittel *b c* viel rascher hinaufeilt; und Ähnliches muss auch geschehen, wenn man einen abgeschnittenen Zweig mit der Schnittfläche in eine Farbstofflösung stellt; nur sieht man in demselben nicht, wie rasch das Wasser dem Farbstoff vorauseilt und zudem werden bei dieser Art zu experimentiren noch weitere Fehler herbeigeführt durch die Verdünnung der Luft im Holz, auf die ich später zurückkomme. Wirklich brauchbare Beobachtungen über die Geschwindigkeit des aufsteigenden Wasserstromes im Holz gewinnt man dagegen, wenn man schwache Lösungen von salpetersaurem Lithium von den unverletzten Wurzeln einer transpirirenden Pflanze aufsaugen lässt. Zu diesem Zweck müssen die Pflanzen vorher in einem Blumentopf in Erde längere Zeit gewachsen sein oder nach der später zu beschreibenden Methode ihre sämmtlichen Wurzeln in einer Nährstofflösung entwickelt haben, denn es ist unmöglich, unverletzte Wurzeln etwa durch Ausgraben und Abwaschen zu gewinnen. Die Lithiumlösung hat, wie ich mich mit Hilfe des vorhin genannten Papierstreifens überzeugte, die gute Eigenschaft, dass sie

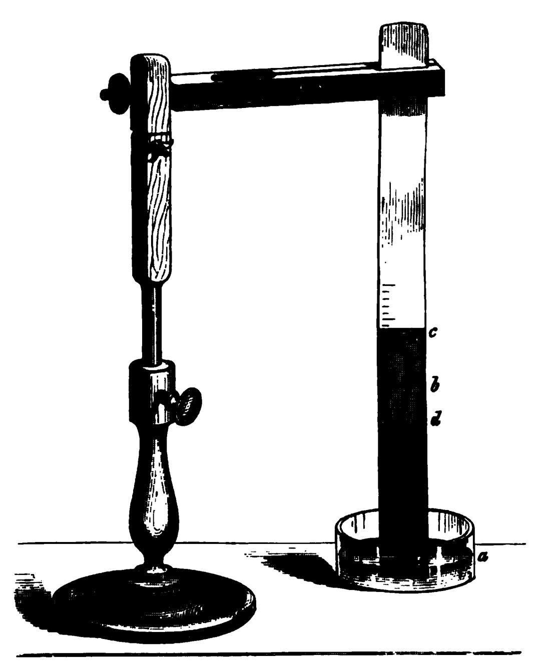


Fig. 197.

unzersetzt emporsteigt, das Lithium wird nicht stärker als das Wass
den Zellwänden angezogen; es kommt also nur darauf an, festzustelle
hoch in einer Stunde das Lithium im Stamm und bis in die Blätter
gestiegen ist, wenn man vorher eine schwache Lithiumlösung, et
1—2 %, den Wurzeln zur Aufnahme dargeboten hat. Das Lithium hat
die schöne Eigenschaft, auf äußerst einfache Weise auch in den minir
Mengen im Innern der Pflanze nachweisbar zu sein und zwar dur
bekannte intensiv rothe Linie, welche man im Spektrum des glül
Lithiumdampfes mittels eines Spektroskopes wahrnimmt. Es genüg
aus dem Stamm der Versuchspflanze, nachdem man denselben in k
Stücke zerschnitten hat, Holzspähne in einer Bunse Flamme zu verbrennen, un das Spektroskop das Vorh sein von Lithium zu erk oder dasselbe mit Blatts der Versuchspflanze vorzun Zwar verdankt man einem Mac Nab den guten Ged Lithiumsalze ihrer leicht kennbarkeit wegen von Pf aufsaugen zu lassen, sein suche wurden aber so unk geführt, dass es einer la rigen Untersuchung mein bedurfte, um von den ausge neten Eigenschaften dieses für unseren Zweck wirk Nutzen zu ziehen.[4])

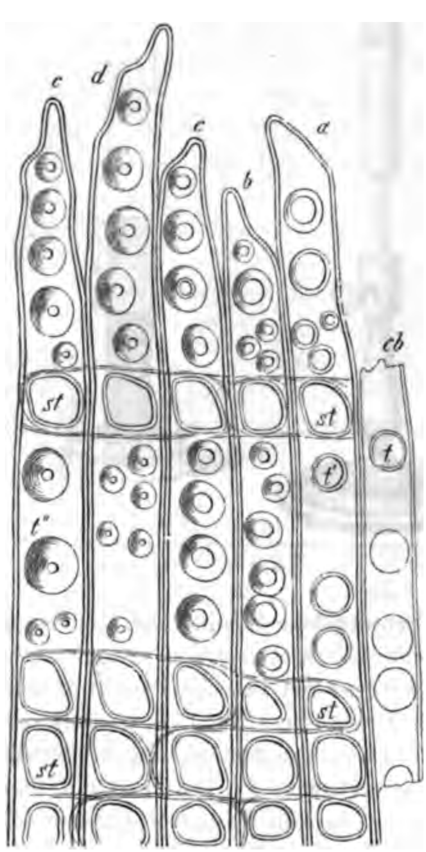


Fig. 198. *Pinus sylvestris*: radialer Längsschnitt durch das Holz eines kräftig wachsenden Zweiges; *cb* cambiale Holzzelle, *a*—*e* ältere Holzzellen; *t t' t''* gehöfte Tüpfel der Holzzellen, an Alter zunehmend; *st* große Tüpfel, wo Markstrahlzellen an den Holzzellen liegen (550).

Mit allem bisher Ge haben wir aber noch kein stellung davon gewonnen, i cher Form und durch v Kräfte das Wasser im Holz e steigt. Zu diesem Zweck n wir etwas näher auf den Be die physikalischen Eigensc des Holzes eingehen; um h jedoch einstweilen unnöthig wicklungen zu vermeiden, w
wir unsere Betrachtung an das Holz der Coniferen, z. B. der Edeltann
der Eibe und Fichte anknüpfen, weil diese Hölzer keine Gefäßröhr
sitzen, sondern nur aus Tracheiden bestehen, daher verhältnissmäßi

fach und homogen gebaut sind. Da ist nun zunächst die sehr wichtige Thatsache zu constatiren, dass wie THEODOR HARTIG schon vor 20—30 Jahren behauptet hatte, was aber später von allen Phytotomen geläugnet wurde, dass die Zellenelemente des Holzes unter einander nicht in offener Verbindung stehen, dass die gehöften Tüpfel der Holzzellen (und Gefäße der Laubhölzer) nicht wirklich durchbohrt, sondern von feinen Häuten verschlossen sind. Daraus folgt, dass der Holzkörper keineswegs ein System continuirlicher Capillarröhren darstellt, sondern aus lauter von einander allseitig abgeschlossenen Kammern gebildet ist. Die rein mikroskopisch anatomische Constatirung dieser Thatsache würde jedoch für unseren Zweck noch manchem Zweifel Raum geben, wenn es nicht gelänge, auf anderem Wege den Verschluss der gehöften Tüpfel im Holz mit voller Sicherheit zu constatiren. Es geschieht dies am einfachsten durch den nebenan abgebildeten Apparat: ein mehrere Centimeter langes, etwa 2—3 Centimeter dickes, noch mit der Rinde versehenes Stück von einem Tannen- oder sonstigen Coniferenstamm wird an beiden Schnittflächen glatt geschnitten, das eine Ende mittels eines Kautschukschlauches an ein langes Glasrohr, welches oben mit einem weiten Gefäß verbunden ist, befestigt: das Rohr und Gefäß werden nunmehr mit einer Emulsion von Zinnober angefüllt, welche vorher durch mehrere Lagen Filtrirpapier hindurchgegangen ist und daher nur Zinnobertheilchen von der äußersten Kleinheit, die selbst bei stärkster Vergrößerung noch punktförmig erscheinen und sogenannte BROWN'sche Bewegung zeigen, enthält. Durch den hydrostatischen Druck im abgebildeten Apparate filtrirt nun die Flüssigkeit durch den Holzkörper hindurch:

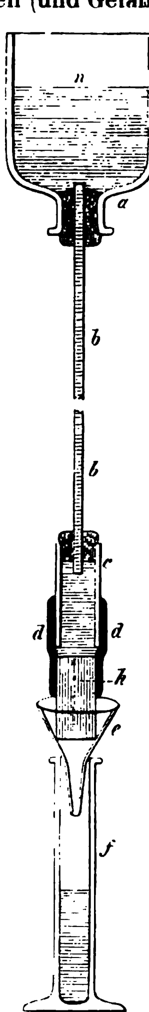


Fig. 199. Apparat zur Filtration von Wasser oder Zinnoberemulsion durch Tannenholz: das frische Holzstück *h* ist mittels des Kautschukschlauches *d* an das weite Glasrohr *c* befestigt; *c* ist mittels eines Korkes mit dem circa 60 ctm. langen engen Glasrohr *b* verbunden, welches oben an dem Gefäß *a* befestigt ist; dieses enthält bis *n* Wasser oder Zinnoberemulsion. Das durch das Holz filtrirte Wasser wird durch den Trichter *e* in das Maßgefäß *f* gesammelt.

das unten ablaufende Wasser erscheint vollkommen klar, frei von Zinnobe der letztere aber bleibt in dem obersten Theil des Holzes, ohne tiefer ei zudringen als etwa 1,5—2 Millimeter. Die mikroskopische Untersuchu dieses Stückes nach mehrtägiger Filtration ergiebt nun, dass die lang Holzzellen, welche durch den Querschnitt geöffnet waren, mit den fein Zinnobertheilchen vollständig ausgefüllt sind; dieselben sind auch in d Hofräume der Tüpfel eingedrungen und haben sie völlig erfüllt. Es ist hie bei mit Bestimmtheit zu sehen, dass die winzig kleinen Zinnobertheilch zwar durch den engen Porus des Tüpfels in den Hof desselben eingedrung sind, dort aber festgehalten werden, weil eine dünne Haut ihren Übe tritt in die benachbarten Zellen des Holzes verhindert. Nur die angeschni tenen Zellen des oberen Endes des Holzstückes haben überhaupt Zinnobe theilchen aufgenommen, die unverletzten aber nicht. Ein ganz ähnlich Resultat gewinnt man, wenn man in den abgebildeten Apparat statt d Zinnoberemulsion Quecksilber eingießt und längere Zeit darin lässt. D Quecksilber geht überhaupt nicht durch Coniferenholz hindurch, wohl ab erfüllt es die am oberen Querschnitt geöffneten Zellen und deren Hoftüpf räume, ohne in die benachbarten Zellen überzutreten.

Nachdem also auf diese Art constatirt ist, dass die Holzzellen der Co feren nicht in offener Verbindung stehen, was ebenso für die Holzzel und Gefäße der Laubhölzer gilt, fällt ganz von selbst die 200 Jahre besta dene Theorie hinweg, nach welcher das im Holz aufsteigende Wasser si so wie in Capillarröhren bewegen sollte. Ebenso ist die von Quincke au gestellte Vermuthung[5]), dass das aufsteigende Wasser als äußerst dünn Molekularschicht an den Wandoberflächen dieser Capillaren sich hinauf ziehen könne, durch unseren Befund definitiv abgewiesen. Beide Theorie aber würden ohnehin an der Thatsache scheitern, dass, auch wenn im Hol continuirliche Capillaren vorhanden wären, dieselben doch unten an de Wurzeln und oben an den Blättern geschlossen sind und dass ferner de Querschnitt dieser Capillaren d. h. der Holzzellen resp. Gefäße bei Weiten nicht klein genug ist, um nach den bekannten Gesetzen der Capillarröhre ein Steigen des Wassers im Holz auch nur bis auf mehrere Meter hinauf zu erklären.

Nun kommt aber noch eine andere, ganz entscheidende Thatsache hinzu, durch welche die Capillartheorie des aufsteigenden Saftstromes ebenfalls beseitigt wird, die Thatsache nämlich, dass zur Zeit der Transpiration an den Blättern, also zu der Zeit, wo ein rascher Wasserstrom im Holzkörper aufsteigt, die Hohlräume der Holzzellen und der Gefäße der Laubhölzer mit Wasser überhaupt nicht gefüllt sind, wie es nach der Capillartheorie der Fall sein müsste; vielmehr sind die Holzzellen und Gefäße nur zum kleineren Theil mit Wasser angefüllt, die Gefäßröhren aber gan leer. Diese hochwichtige Thatsache ist schon aus der simplen Beobachtun zu schließen, dass frisches Holz, welches man im Sommer aus dem Stam

r Ast eines in Transpiration begriffenen Baumes herausschneidet und
n in Wasser wirft, schwimmt, denn unzweifelhaft sind die Zellwände

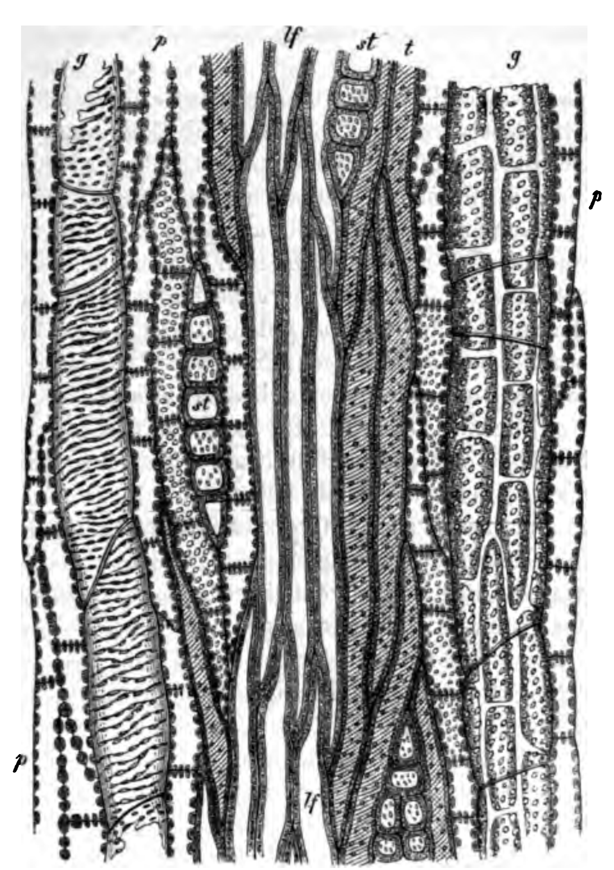


Fig. 200. Tangentialer Längsschnitt durch das secundäre Holz von *Ailanthus glandulosa*. — *g g* Gefäße — *st* querdurchschnittene Holzstrahlen — *p* Holzparenchym — *t* Tracheiden — *lf* Libriformfasern.

s Holzes specifisch schwerer als Wasser und wären ihre Hohlräume zu-
ich mit Wasser gefüllt, so müsste ein solches Holzstück in Wasser unter-
ken wie ein Stein, statt dessen aber schwimmt es, d. h. es ist leichter als
sser und diese Thatsache ist nicht anders erklärbar als durch die Vor-
setzung, dass in dem Holz Hohlräume enthalten sein müssen, die nicht
i Wasser erfüllt sind. Diese Voraussetzung aber wird durch zwei wei-
: Thatsachen als richtig erwiesen. Bringt man nämlich ein Stück frischen
tes ins Feuer, so sieht man, wie aus dem Querschnitt durch die Hitze
blasen mit Heftigkeit heraussprühen, offenbar weil durch die Erhitzung
im Holz enthaltene Luft sich ausdehnt und am Querschnitt hinaus-
ieben wird, wobei sie zugleich einen Theil des im Holz enthaltenen
sers mit hinausschleudert. Und andrerseits finden wir wieder, dass ein

vom lebenden Baum abgeschnittenes Holzstück, wenn wir es auf Wass gelegt haben, nach und nach immer tiefer einsinkt und schwerer wir weil es nämlich Wasser in sich aufnimmt; dies wäre Alles ganz unmöglic wenn die Hohlräume des Holzes wirklich schon mit Wasser vollständig e füllt wären.

Diese Beobachtungen beweisen nun auf das Bestimmteste, dass gera zur Zeit der lebhaftesten Strömung im Holz die Hohlräume in den Hol zellen mit Wasser nicht erfüllt sein können, dass vielmehr luft- und damp haltige Hohlräume in demselben enthalten sein müssen. Durch genaue Überlegungen und experimentelle Untersuchungen ist es mir nun gelunge eine Methode aufzufinden, durch welche man in den Stand gesetzt ist, b jedem beliebigen Stück Holz durch eine einfache Rechnung zu bestimme wie groß der leere Raum in den Holzzellen ist. Zu diesem Zweck muss zunächst das specifische Gewicht der Holzzellwände genau bestimmt we den. Neben anderen Methoden gelang mir dies in folgender Weise: da unmöglich ist, an einem größeren Stück Holz alle Hohlräume mit Wass auszufüllen, wurden von Tannen und Laubhölzern Querscheibchen vo 0,1 — 0,2 Millimeter Dicke hergestellt. Da nun die Holzzellen einige Mill meter lang sind, mussten an diesen Querscheibchen alle Elemente geöffn quer durchschnitten sein. Sie wurden dann in Salzlösungen lange Zeit g kocht, um etwaige Luftblasen zu entfernen. Diese Salzlösungen war solche von salpetersaurem Kalk und salpetersaurem Zink. Es ergab sic nun, dass die genannten Querscheibchen auch dann noch, aber äußers langsam, in solchen Lösungen untersinken, wenn das Aräometer ein speci fisches Gewicht von 1,56 angiebt. Diese Zahl drückt also fast genau da specifische Gewicht der Holzzellwände aus oder mit anderen Worten: hätt man einen Cubikcentimeter Raum ganz und gar mit Holzzellwand ausge füllt, so würde derselbe 1,56 Gramm wiegen, woraus sich unmittelbar er giebt, dass 1 Gramm Holzzellwand einen Raum von 0,641 Cubikcentimete erfüllt. Ausgerüstet mit dieser Zahl ist es nun leicht, an jedem von eine lebenden Baum abgeschnittenen Holzstück zu berechnen, wie groß die vo den Holzwänden, von dem Wasser und von den lufterfüllten Hohlräume eingenommenen Räume sein müssen: man bestimmt zunächst das Volume und das Gewicht des frischen Holzes, trocknet es dann bei 100 Grad un bestimmt das Gewicht des trockenen Holzes: die Gewichtsdifferenz ergie offenbar das Gewicht des verdunsteten Wassers, aus welchem sich di Volumen desselben unmittelbar ergiebt, da ein Cubikcentimeter Wasse gleich ein Gramm ist. Das obengefundene specifische Gewicht des Holze erlaubt uns nun, aus dem absoluten Trocken-Gewicht desselben das Volu men der Zellwände zu berechnen, indem wir jenes durch das specifisch Gewicht dividiren, und alles Andere ergiebt sich von selbst. Um dies a einem Beispiel zu erläutern, wurde von einem lebenden Tannenstamm a 2. Januar ein cylindrisches, aus fünf Jahresringen bestehendes Stück Ho

entnommen, welches 105 Millimeter lang und 33 Millimeter dick war; aus diesen Dimensionen ergab sich das Volumen von 89,8 Cubikcentimeter, durch Untertauchen in Quecksilber auf 90 Cubikcentimeter. Dass das sehr wasserreiche Holz noch Luft enthielt, war ohne Weiteres klar, weil es im Wasser schwamm.

Gewicht des frischen Holzes	87,60 Gramm
Gewicht des trockenen Holzes . . .	34,83 Gramm
Wasser im frischen Holz	52,77 Gramm.

Aus dem Trockengewicht des Holzes findet man $\frac{34,83}{1,56} = 22,33$ Cubikcentimeter als Rauminhalt der Zellwände.

Aus diesen Daten berechnet sich, dass 100 Cubikcentimeter frischen Holzes bestanden aus:

24,81 Cubikcentimeter Wandmasse (trocken gedacht)
58,63 „ Wasser (in Hohlräumen und imbibirt)
16,56 „ Lufträume.

Da Intercellularräume und Gefäßröhren im Tannenholz nicht existiren, so waren also die 16,56 % Lufträume in den Holzzellen selbst enthalten, und da die Holzwände, wie wir noch sehen werden, nur ungefähr ihr halbes Volumen Wasser durch Imbibition aufnehmen, so enthielten sie nur 12,4 Cubikcentimeter Wasser, das übrige Wasser, nämlich 46,23 Cubikcentimeter musste in den Zellhöhlungen enthalten sein. Der Raum der Zellhöhlungen berechnete sich sonach auf:

16,56 Cubikcentimeter Luftraum
+ 46,23 „ Wasserraum
= 62,79 Cubikcentimeter Hohlraum überhaupt.

Der Raum der imbibirten Zellwände auf:

24,81 Cubikcentimeter trockene Wandmasse
+ 12,4 „ Imbibitionswasser
= 37,21 Cubikcentimeter imbibirte Holzwände.

Der von den imbibirten Wänden eingenommene Raum verhielt sich also in diesem Falle zu dem von dem Wasser und der Luft eingenommenen Hohlraum wie 1 : 1,68, oder der von den imbibirten Wänden eingenommene Raum ist größer als 1/3 des gesammten Holzvolumens.

Es ist zu beachten, dass in diesem speciellen Fall das untersuchte Holzstück sehr wasserreich war: bei geringerem Wassergehalt würde der berechnete Luftraum größer ausgefallen sein, denn man darf annehmen, dass, solange im Hohlraum der Zellen überhaupt noch Wasser vorhanden ist, die Zellwände selbst mit Wasser vollkommen imbibirt sind.[6]).

Die gegebene Berechnung beruht zum Theil auf der Annahme, das trocken gedachte Holzzellwände nur die Hälfte ihres Volumens imbibiren Zu dieser Annahme gelangte ich durch folgende Erwägungen und Ergebnisse wird eine dünne Querscheibe frischen Holzes in trockener Luft aufgehängt so bildet sich bei dem Austrocknen gewöhnlich ein radialer Riss, der von außen bis in das Centrum vordringt. Hierauf wird die Querscheibe bei 100° getrocknet und so das Gewicht der Holzzellwände bestimmt, aus welchem man mittels des specifischen Gewichtes das Volumen derselben berechnet. Die trockene Holzscheibe wird nunmehr in einem mit Wasserdampf gesättigten Raum aufgehängt, wo sie nach und nach soviel Wasser condensirt und dabei durch Quellung sich so ausdehnt, dass der bei dem Austrocknen entstandene Riss sich wieder schließt und zwar so vollkommen, dass derselbe schließlich gar nicht mehr zu erkennen ist. In diesem Zustand müssen nothwendig die Zellwände mit Wasser vollkommen gesättigt sein, ohne dass man zu befürchten hätte, dass Wasser auch in den Zellräumen enthalten wäre. Die Wägung ergiebt nunmehr, dass das auf diese Weise bis zur Sättigung der Zellwände aufgenommene Wasser ungefähr das halbe Volumen derselben ausmacht.

Diese zuletzt gefundene Thatsache ist nun aber von ganz besonderem Interesse, denn sie zeigt, dass die Holzzellwände ein auffallend geringes Quellungsvermögen haben verglichen mit anderen quellungsfähigen Zellhäuten, zumal mit solchen, welche im Wasser verschleimen und dabei enorme Wassermassen aufnehmen.

Hiermit sind wir nun an die eigentlich specifische, physiologische Bedeutung der Holzzellwände herangetreten. Diese besteht darin, **dass sie verhältnissmässig nur wenig Wasser in sich aufnehmen, dass dieses wenige Imbibitionswasser jedoch in ihnen auffallend beweglich ist.**

Nach allem bisher Gesagten bewegt sich also der aufsteigende Wasserstrom bei der Transpiration (überhaupt im Holz) in der **Substanz der Holzzellwände** selbst: es ist also das Imbibitionswasser der letzteren, welches wir uns in Bewegung zu denken haben, und dies ist das Hauptergebniss unserer bisherigen Betrachtungen [7]). Einen augenfälligen Beweis dafür kann sich übrigens jeder leicht verschaffen: knickt man den zähen Stengel des Hopfens, Leins u. dgl. unterhalb einiger transpirirender Blätter scharf ein, so müssen an der geknickten Stelle die Zellen sämmtlich so zusammengedrückt sein, dass ein wasserhaltiges Lumen gar nicht mehr vorhanden ist. Daraus folgt aber, dass das in die transpirirenden Blätter hinaufsteigende Wasser nur durch die Wände der Holzzellen gehen kann und dass dies wirklich geschieht, folgt aus dem Frischbleiben der Sprosse oberhalb der Knickung; sie bleiben Wochen und Monate lang frisch selbst bei Sonnenschein im Freien.

Die bereits oben constatirte große Beweglichkeit des Imbibitionswassers der Holzzellwände, auf welcher also die ganze Erscheinung der Wasser-

ömung beruht, ist eine specifische Eigenschaft der verholzten Zellwände, : um so schlagender hervortritt, wenn man weiß, dass andere in hohem ade quellungsfähige Zellwände das Wasser zwar in großer Masse aufhmen, es jedoch unbeweglich festhalten. Sehr auffallend tritt dies z. B. rvor bei den Laminarienstielen, welche der Hauptmasse nach aus quelngsfähigen Zellwänden bestehen; stellt man einen frischen, derartigen lgenstiel so in Wasser, dass einige Centimeter oben herausragen, so bleibt war der untergetauchte Theil gequollen, der obere herausragende Theil lagegen vertrocknet und verschrumpft — ein Beweis, dass das Wasser in hm gar nicht oder äußerst langsam emporsteigt, und ähnlich scheinen sich uch die gewöhnlichen Parenchymzellen zu verhalten.

Es ist nun zur Charakteristik der Holzzellwände, insofern dieselben die Leitungsorgane des aufsteigenden Wasserstromes darstellen, noch die merkwürdige, aber leicht zu constatirende Thatsache zu erwähnen, dass dieselben ihre Haupteigenschaft, das Wasser zu leiten, für immer verlieren, wenn sie einmal lufttrocken geworden sind. Es wäre eine ganz vergebliche Mühe, an alten, ausgetrockneten Holzstäben, die man etwa unten in Wasser stellt, ein einigermaßen rasches Aufsteigen desselben erwarten zu wollen. Das einmal ausgetrocknete Holz hat zwar die Fähigkeit, sich noch mit Imbibitionswasser zu sättigen, aber die Beweglichkeit desselben ist dann nicht mehr vorhanden. Offenbar hat bei dem Austrocknen der Holzzellwände eine wesentliche Veränderung ihrer Molekularstruktur stattgefunden, die aber mikroskopisch nicht zu erkennen ist. Trotzdem steht diese Thatsache fest und sie ist sogar für das Leben der Holzpflanzen von verhängnissvoller Bedeutung. Das sogenannte Erfrieren der Holzpflanzen bei lang andauernder Winterkälte mag als Beweis dafür dienen. Diese Erscheinung ist nämlich etwas ganz anderes, als das Erfrieren von saftigen Sprossen und lebenden Blättern im Spätherbst oder im zeitigen Frühjahr. Die Tödtung der Bäume bei lang andauernder Winterkälte besteht in einem hohen Grade von Austrocknung ihres Holzes, wie man sich ganz direkt durch Abschneiden einzelner Stücke überzeugen kann. Dieses einmal ausgetrocknete Holz aber ist nicht mehr im Stande, Wasser von den Wurzeln her zu den Knospen hinaufzuleiten, und so sterben die Holzpflanzen ab.

Man sieht also, dass das Holz seine Bedeutung als wasserleitendes Organ einer Reihe der merkwürdigsten Eigenschaften verdankt, die sich bei keinem anderen Naturkörper vorfinden, und es wäre nach dem Gesagten geradezu kindisch, auch jetzt noch, wie es früher geschah, die Eigenschaften des Holzes, die Mechanik des aufsteigenden Wasserstromes aus Beobachtungen n Capillaren und porösen Körpern, wie etwa Gypspflöcke sind, oder us den endosmotischen Vorgängen an Apparaten mit Thierblase oder lbst aus den Eigenschaften parenchymatischen Gewebes ableiten zu ollen. Das Holz ist eben ein Körper sui generis und ganz speciell von r Natur zu dem Zweck erfunden, um Wasser und zwar mit Nahrungs-

substanz versehenes Wasser von den Wurzeln aus in die transpirirenden Organe assimilirender Pflanzen hinaufzuleiten. Die ganz unrichtigen Vorstellungen, welche man sich vor meinen Untersuchungen »über die Porosität des Holzes« 1879 von der Mechanik des aufsteigenden Wasserstromes machte, waren besonders charakterisirt durch die Schwierigkeiten, welche man darin fand, dass das Wasser im Holz bis zu mehr als 100 m Höhe in die Blätter hoher Bäume emporsteigt, indem man dabei immer davon ausging, als ob es sich um Capillarröhren handelte, in denen das Wasser zwar auch emporsteigen kann, aber nur dann zu beträchtlicher Höhe, wenn sie äußerst eng sind, wobei dann die von Nägeli und Schwendener empfundene, aber nicht beseitigte Verlegenheit auftritt, dass die capillare Bewegung in sehr engen Hohlräumen so äußerst langsam wird, dass sie den Bedürfnissen der Transpiration bei Weitem nicht mehr Rechnung trägt. Es war eben ein ganz falsches Princip, von dem man früher ausging, denn es handelt sich nicht um eine Erscheinung der Capillarität, sondern um eine solche der Imbibition und Quellung, wobei, wie ich in der vorausgehenden Vorlesung gezeigt habe, ganz andere Molekularverhältnisse und Kraftgrößen in Anspruch genommen werden. Die Gewalt, womit das Wasser in imbibirten Körpern festgehalten wird, ist so ungeheuer groß, dass es ganz gleichgiltig ist, ob der mit Wasser durchtränkte Holzkörper 10 oder 100 m über die Wasser aufnehmenden Wurzeln in die Luft hinaufreicht, ebenso wie es für die Salzlösung des Meerwassers gleichgiltig ist, ob die aufgelösten Salzmoleküle 100 oder 1000 m hoch über dem Meeresgrunde schweben. Das einzige hier in Betracht kommende Moment von besonderer Bedeutung ist die leichte Verschiebbarkeit dieses von den Holzzellwänden festgehaltenen Wassers, die aber verständlich wird, wenn man beachtet, dass die Holzzellwände gleich bei ihrer Entstehung mit Wasser gesättigt sind und dass jede Verschiebung eines Wassermoleküls in ihnen ein Nachrücken anderer Wassermoleküle bedingt, wobei es den Imbibitionskräften gleichgiltig sein kann, ob das Wassermolekül A oder B in den Anziehungsbereich eines gegebenen Holzwandmoleküls eintritt.

Als das Hauptergebniss aller bisherigen Betrachtungen bleibt nun das bestehen, dass es sich bei dem aufsteigenden Wasserstrom um die Bewegung der verhältnissmäßig geringen Zahl von Wassermolekülen handelt, welche zwischen den Molekülen oder Micellen der Holzzellwände enthalten sind. Dabei steht soviel fest, dass diese Bewegung nur dann eintreten kann, wenn am oberen Ende dieses Systems die Holzzellwände einen Theil ihrer Wassermoleküle verlieren. Durch diesen Verlust wird ihr Sättigungszustand mit Wasser gestört, das Gleichgewicht verändert: die wasserärmer gewordenen Partien der Holzzellwände werden das Gleichgewicht herzustellen suchen dadurch, dass sie den nächstbenachbarten Holzzellen Wasser zu entziehen suchen, die ihrerseits aus demselben Grunde es wieder von tieferen Theilen des Holzkörpers in sich aufnehmen, bis sich endlich diese rückgreifende

Bewegung von der Laubkrone einer Landpflanze durch den Stamm hinab bis in die jungen Wurzeln fortpflanzt, welche das Wasser aus der Erde aufnehmen.

Dass diese Bewegung der Wassermoleküle von der Geschwindigkeit ihrer Verdunstung aus den Blättern abhängt, leuchtet sofort ein und wurde schon früher als Thatsache mitgetheilt. Andrerseits ist aber auch ersichtlich, dass die Geschwindigkeit des Wassernachschubes von gewissen Eigenschaften der Holzwände abhängen muss, die wir eben mit dem Worte Leitungsfähigkeit zusammenfassen; wird diese auf irgend eine Weise vermindert, so braucht deshalb die Verdunstung an den Blättern nicht in gleicher Weise vermindert zu werden und wenn diese nun fortfahren stark zu transpiriren, während der Nachschub geringer ist als der Verlust an Wasser, so wird schließlich Wassermangel in den Blättern, dann aber auch in den jüngeren Sprossaxen eintreten müssen, sie werden welken, und da ferner Einrichtungen, die wir später in Betracht ziehen, getroffen sind, durch welche bei Wassermangel in den Transpirationsorganen die Transpiration selbst vermindert wird, so folgt, dass unter Umständen aus verminderter Transpiration auch auf eine verminderte Leitungsfähigkeit geschlossen werden kann. Zu derartigen Erwägungen giebt das Verhalten abgeschnittener Sprosse, welche man nachher mit der unteren Schnittfläche in Wasser stellt, Veranlassung. Man könnte offenbar vermuthen, dass die Schnittfläche eines solchen Sprosses das Wasser in dieser Form leichter aufnehmen werde, als wenn die Schnittfläche noch in Verbindung mit dem wasserhaltigen Holze des unteren Theiles wäre. Dem ist jedoch nicht so, denn vielfältige Erfahrung zeigt, dass abgeschnittene Sprosse in Wasser gestellt nach und nach immer weniger transpiriren und dabei sogar welk werden, was offenbar nur durch mangelhafte Zuleitung von Wasser bedingt ist. Ist der Spross weit entfernt vom Gipfel an einem bereits stark verholzten Theil durchschnitten worden oder reicht die Verholzung bis in den Gipfel hinauf, wenn z. B. schon Winterknospen angelegt und alle oberen Blätter vollkommen ausgebildet sind, dann tritt die erwähnte Erscheinung in geringem Maße hervor und das Welken tritt erst nach Tagen ein; schon nach wenigen Stunden aber, wenn der Schnitt durch eine junge noch nicht oder wenig verholzte Sprossaxe geführt ist und die Verholzung noch nicht in die Gipfeltheile hinaufreicht, wie z. B. wenn man 20—30 Centimeter lange Sprossgipfel der Sonnenrose oder 40—50 Centimeter lange von Aristolochia sipho abgeschnitten hat. Als ich nun derartige welk gewordene Sprosse auf ein ?-förmig gebogenes Rohr, wie in der auf folgender Seite stehenden Figur, setzte und das Wasser *w* durch eine Quecksilbersäule *q'* in den Querschnitt hineinpresste, wurde der Spross nach einiger Zeit wieder turgescent und straff: die verminderte Wasseraufnahme wurde durch den Druck wieder gesteigert und das Leitungsvermögen auch für starke Transpiration in dem Grade hergestellt, dass, nachdem der Quecksilberdruck *q q'* sich ausge-

glichen hatte, der Spross dennoch fortfuhr, Wasser aufzunehmen un
mit solcher Kraft, dass das Quecksilberniveau q um viele Centimet
über q' gehoben wurde. Di
der diese Erscheinung weiter
suchte, fand nun, dass das V
abgeschnittener Sprosse er
spät eintritt oder ganz unte
wenn man die Sprossaxen v
Abschneiden in eine Schüs
Wasser hinabbiegt und den
Wasser befindlichen Theil nun
schneidet. Dies beweist, da
Berührung der Schnittfläche m
eine von den wesentlichen Ur
ist, durch welche die Leitung
keit am Querschnitt vermindet
und dass die Veränderung nic
schließlich den Querschnitt, s
auch höher hinaufreichende
des Leitungsgewebes betrifft
daraus geschlossen werden, d
Leitungsfähigkeit wieder ge
wird, wenn man einen in L
geschnittenen und dann in Wasser gestellten Spross unterhalb des W
niveaus, aber mehrere Centimeter oberhalb des ersten Schnittes
schneidet. Es ist noch durchaus fraglich, worin dieser schädliche I
der Luft auch bei nur momentaner Berührung mit dem Querschnitt
und vielleicht spielt hierbei das plötzliche Eindringen der Luft in
sehr verdünnten Gasen gefüllten Hohlräume des Holzes eine Rolle.[5]



Fig. 201. Das U-förmige Glasrohr wird zuerst mit Wasser gefüllt, sodann der durchbohrte Kautschukpfropf k, in welchem der Stengel der Pflanze eingedichtet ist, aufgesetzt; der Spross welkt, wie bei a; wird nun in den anderen Schenkel Quecksilber gegossen, so dass es bei q' etwa um 8—10 Ctm. über q steht, so wird der Spross turgescent, wie bei b; er bleibt turgescent, auch wenn das Niveau q später höher steht als q'.

Dass auch abgesehen von diesen Umständen die Wasseraufsaug
einem Holzquerschnitt nach und nach sich vermindert, zeigt die Erf
wonach man durch tägliches Abschneiden eines kleinen Stückes vom u
Ende in Wasser stehende Sprosse viel länger frisch erhalten kann.
bar wird der aufsaugende Querschnitt durch schleimige Substanzen u
siedlung von Bakterien krankhaft verändert, und selbst, wenn dies n
Fall ist, so müssen sich an den Querschnitten der Holzzellwände, ind
selben nach und nach große Wassermassen einsaugen, die in letzterer
enthaltenen feinen Staubtheilchen ansammeln und sie mit einer
durchlässigen Schicht bedecken, ein Umstand, der es auch bewirk
wenn man scheinbar reines Wasser durch frisches Holz filtrirt, dies
mit großer Leichtigkeit hindurch geht, worauf die Filtration immer la
wird; schneidet man dann an dem Holz eine äußerst dünne Querlamel
geht die Filtration wieder für kurze Zeit mit großer Geschwindigkeit v

Anmerkungen zur XIV. Vorlesung.

1) Wenn es auch nicht thunlich ist, für irgend eine Pflanzenart ein bestimmtes Quantum Wasser anzugeben, welches dieselbe, um kräftig zu gedeihen, transpiriren müsste, und sicherlich auch ein weiter Spielraum für jede Landpflanze in dieser Beziehung gegeben ist, so hat es zur allgemeinen Orientirung doch einigen Nutzen, ungefähr zu wissen, wie groß auf Grundlage experimenteller Bestimmungen unter Umständen die von einer Pflanze während ihrer ganzen Vegetationsdauer transpirirte Wassermasse ist. Nach HABERLANDT (citirt von PFEFFER, »Pflanzenphysiologie« Bd. I, pag. 158) ist im Laufe einer Vegetationsperiode von 173 Tagen bei dem Mais das transpirirte Wasser = 14 Liter, bei dem Hanf in 140 Tagen 27 Liter, bei einer Sonnenrose in 140 Tagen 66 Liter und nach HÖHNEL soll ein Hektar eines 115jährigen Buchenwaldes vom 1. Juni bis 1. Dezember 2,4—3,5 Millionen Liter Wasser verdampfen.

2) Die Beweise dafür, dass das Herbstholz der einzelnen Jahresringe ebenso wie das Kernholz einen großen Filtrationswiderstand darbietet und dass erstere wahrscheinlich bei der Transpirationsströmung ebenso unbetheiligt sind wie das Kernholz, findet man in meiner Abhandlung »Über die Porosität des Holzes« in den »Arbeiten des bot. Inst. in Wzbg.« 1879 Bd. II. § 3.

3) Dass die Holzzellwände bezüglich der Leitungsfähigkeit für Wasser und darin gelöster geringer Stoffmengen sich ganz wesentlich von anderen Zellwänden unterscheiden, dass sie bei geringer Imbibitionsgröße das Wasser in einem sehr leicht verschiebbaren Zustande enthalten, habe ich entgegen der früher allgemein herrschenden Annahme und speciell im Gegensatz zu den von NÄGELI und SCHWENDENER vertretenen Ansichten ebenfalls in der in Anmerkung 2 genannten Abhandlung geltend gemacht. — In der Anmerkung 2 zur Vorlesung XII ist auch bereits das Nöthige darüber gesagt, dass Imbibition etwas wesentlich anderes ist als die Capillarität, mit der sie bisher immer verwechselt wurde.

4) In meiner Abhandlung: »Ein Beitrag zur Kenntniss des aufsteigenden Wasserstromes in transpirirenden Pflanzen« (Arbeiten des bot. Inst. in Wzbg. 1878. II. pag. 148) habe ich die von MAC NAB und PFITZER mit Lithiumlösungen gemachten Versuche einer eingehenden Kritik unterzogen und gezeigt, dass nur Pflanzen mit unverletzten Wurzeln werthvolle Resultate ergeben können. Um auch hier einige Zahlen beispielsweise beizubringen, stieg in einem reichbewurzelten Zweig von Salix fragilis, dessen Wurzeln die Lithiumlösung direkt, nicht aus Erde, aufnahmen, das Lithium in einer Stunde 45 Centimeter hoch, bei zwei Pflanzen von Zea Mais unter gleichen Bedingungen 30 resp. 42 Centimeter. Als die in Erde eingewurzelten Pflanzen mit Lithiumlösung begossen und unter recht günstige Transpirationsbedingungen gebracht waren, stieg das Lithium in Nicotiana Tabacum in einer Stunde 118, in Albizzia lophantha bis 206, in Musa sapientum bis zu 107, in Helianthus annuus bis zu 70, in Vitis vinifera bis zu 98 Centimeter pro Stunde. — Dass die mit Farbstofflösungen gemachten Versuche keine bestimmten Resultate ergeben, habe ich übrigens schon in meiner »Experimental-Physiologie« 1865 pag. 217 betont.

5) Dass der aufsteigende Wasserstrom im Holz möglicherweise als äußerst dünne Wasserschicht auf der Innenseite der Holzzellwände zu den Blättern emporsteigen könne, ist nicht von mir, sondern von dem Physiker QUINCKE ausgesprochen, wohl aber von mir in meinem Lehrbuch mitgetheilt worden. Diese Ansicht war natürlich nur so lange haltbar, als man nach den älteren Angaben SCHACHT's die gehöften Tüpfel des Holzes für offen hielt. Seit aber durch SANIO's und DE BARY's anatomische Untersuchungen und durch meine Wiederholung der älteren HARTIG'schen Filtrationsversuche der directe Beweis geliefert war, dass die Holztüpfel geschlossen sind, konnte von QUINCKES Theorie selbstverständlich weiter keine Rede mehr sein.

6) Die Kenntniss des specifischen Gewichtes der Holzzellwände giebt un
Möglichkeit, zu berechnen, wie groß die Flächenausdehnung aller Holzzellwänd
gegebenen Stück Holz ist. Für ein frisches Stück Tannenholz z. B. fand ich i
dass 100 Cubikcentimeter desselben 25 Cubikcentimeter Wandmasse enthielte
die Dicke einer imbibirten Wand im Mittel zu 0,0025 Millimeter angenomm
konnte, so ergiebt sich durch Division des genannten Wandvolumens durch d
die Flächenausdehnung desselben zu 10 Quadratmeter bei einem Stück Ta
welches einen Meter lang ist und einen Quadratcentimeter Querschnitt hat.

7) Zur Orientirung für den in der Phytotomie nicht hinreichend bewande
wird es nicht überflüssig sein, aus meiner Abhandlung: »Über die Porosität d
pag. 292 folgende Sätze zu wiederholen: »Das Holz besteht aus einem Gerüst
Zellstofflamellen, welche Hohlräume (Zellenräume) umschließen. Je nach U
können die Hohlräume Wasser oder Luft (mit Wasserdampf) oder beides enth
Wände selbst können trocken oder wasserhaltig (imbibirt) sein; mit dem Wa
ändert sich ihr Volumen oder ihr Quellungszustand. Die Zellräume des H
capillare Räume, die Zellwände enthalten dagegen keine Capillaren, in welch
keit oder Luft ohne Weiteres eindringen könnte. Um die durch die Transpi
andere Ursachen hervorgerufene Bewegung des Wassers im Holz beurtheilen z
muss man die Capillarität der Hohlräume von der Imbibition der Zellwän
unterscheiden.« — Dass der aufsteigende Transpirationsstrom in der Substanz
zellwände sich bewegt, habe ich schon in meiner »Experimental-Physiologie«
wenn auch mit gewissen Einschränkungen angenommen, aber erst in meinem
mit Bestimmtheit ausgesprochen.

8) Ueber das Welken abgeschnittener Sprossgipfel vgl. man Hugo de Vr
»Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg« I. pag. 287.

XV. Vorlesung.

Bedingungen der Transpiration. — Aufnahme des Wassers und der Nährstoffe durch die Wurzeln der Landpflanzen.

Der durch die Transpiration erreichte Hauptzweck besteht, wie schon erwähnt, darin, dass den Assimilationsorganen nach und nach große Wassermassen zugeführt werden, in denen sehr kleine Quantitäten von aufgelösten Nahrungsstoffen enthalten sind, welche ihrerseits den Assimilationsprozess unterstützen, während der größte Theil ihres Lösungswassers verdampft. Die in der vorigen Vorlesung beschriebene Wasserströmung dient also in diesem Sinne der Ernährung. Nun kommt es aber darauf an, die Bedingungen näher kennen zu lernen, denen die Transpiration selbst unterliegt, welche die Geschwindigkeit der Wasserströmung, also auch die der Zufuhr von Nahrungsstoffen, beschleunigen oder vermindern, wovon dann andrerseits auch wieder die Geschwindigkeit abhängt, womit das Nahrungswasser in die aufnehmenden Wurzeln eindringt: denn solange eine Landpflanze normal vegetirt, ist die als Dampf an den Blättern ausgehauchte Wassermasse immer nahezu gleich der von den Wurzeln aufgenommenen, sofern nicht etwa Nebenumstände, welche ich erst in der folgenden Vorlesung behandeln werde, Differenzen in dieser Beziehung hervorrufen.

Es ist sehr leicht zu constatiren, dass Blätter oder saftige Sprossaxen, denen man die Epidermis abgezogen hat, ebenso Knollen und Rüben nach dem Abschälen ihres Periderms sehr rasch vertrocknen. Dass dies im natürlichen Zustand viel langsamer geschieht, verdanken sie offenbar der Epidermis, resp. dem Korkgewebe des Periderms; diese sind nicht nur für flüssiges Wasser, sondern auch für Wasserdampf schwer zu durchdringen und in noch höherem Grade gilt dies sicherlich von den dicken Borkeüberzügen älterer Baumstämme. Kräftig entwickeltes Periderm und Borke bilden die Pflanzen aber nur an solchen Theilen, wo Transpiration eben nicht stattfinden soll.

Wir haben es also eigentlich nur mit der Epidermis zu thun, die einerseits einen Schutz gegen die Verdampfung des Wassers aus den Blättern und jungen Sprossaxen darbietet und doch andrerseits speciell zu dem

Zweck organisirt ist, die Transpiration zu ermöglichen und noch mehr, je nach Umständen zu beschränken oder zu beschleunigen: das erst leistet die Epidermis durch die Cuticula und die Wachsüberzüge, wel die Verdampfung des Wassers aus den Epidermiszellen zwar nicht abs

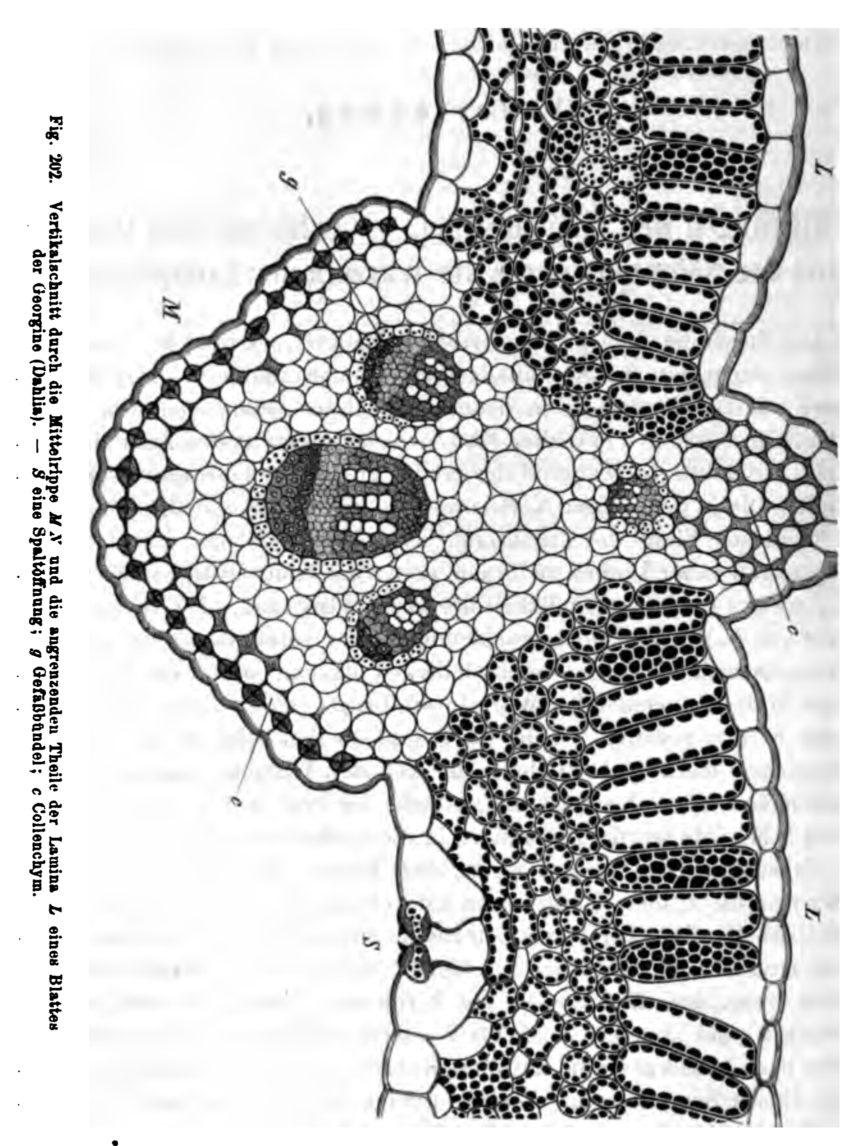


Fig. 202. Vertikalschnitt durch die Mittelrippe *M N* und die angrenzenden Theile der Lamina *L* eines Blattes der Georgine (Dahlia). — *S* eine Spaltöffnung; *g* Gefäßbündel; *c* Collenchym.

verhindern, aber doch in sehr hohem Grade verlangsamen; das zweite, d Regulirung der Wasserverdampfung, geschieht durch die Spaltöffnung insofern diese im Stande sind, sich zu öffnen und zu schließen. Sie sin wie früher erwähnt wurde, die Ausmündungen der Intercellularräume d

Parenchyms und je nachdem diese Mündungen geschlossen oder geöffnet werden, ist dem in den Intercellularräumen aus den feuchten Zellwandflächen entwickelten Wasserdampf der Austritt in mehr oder minder hohem Grade gestattet. Die Spaltöffnungen und ihre auf Reizbarkeit beruhende Bewegung haben, wie man sieht, nur insofern einen Sinn, als die zwischen ihnen liegenden, mit Cuticula und Wachs versehenen Epidermisoberflächen dazu da sind, die Transpiration im engeren Sinn zu verhindern: der Wasserdampf soll sich offenbar nicht an jeder beliebigen Stelle der Epidermis, sondern an den Wänden der Intercellularräume entwickeln, die ihrerseits im Assimilationsparenchym vorwiegend groß und zahlreich sind. Indem die feuchten Wände der assimilirenden Zellen in jene hinein ihr Wasser verdampfen, werden sie wasserärmer und geeignet, von den Holzbündeln her neues Wasser an sich zu ziehen, dessen Nahrungsstoffe in das Innere der Assimilationszellen aufgenommen werden. Es ist leicht ersichtlich, dass auf diese Weise, nämlich durch die Dampfbildung in den Intercellularräumen, eine gleichmäßigere Zufuhr von Nahrung zu jeder Assimilationszelle ermöglicht ist, als wenn das Wasser an der Oberfläche der Blätter selbst verdunstete. Da nun dieser gerade an den geeigneten Stellen entstehende Wasserdampf nur durch die Spaltöffnungen entweichen kann, so ist die Möglichkeit gegeben, die durch die Transpiration bewirkte Zufuhr von Nahrungsstoffen wesentlich auf diejenigen Zeiten zu concentriren, wo unter dem Einfluss intensiven Lichtes Assimilation in den chlorophyllhaltigen Zellen wirklich stattfindet: zu dieser Zeit nämlich öffnen sich die Spalten, während sie sich im Schatten verengen und im Finstern schließen. Die Mechanik des Öffnens und Schließens der Spaltöffnungen zielt also darauf ab, die Zufuhr von Nahrungstoffen des Bodens zu den assimilirenden Zellen auf diejenigen Zeiten zu verlegen, wo zugleich durch die geöffneten Spalten der atmosphärischen Kohlensäure und dem durch ihre Zersetzung frei gewordenen Sauerstoff der Eintritt resp. Austritt wesentlich erleichtert ist.

Es wäre durchaus unüberlegt, weil untergetauchte Wasserpflanzen keine Spaltöffnungen besitzen und nicht transpiriren, die hier für Landpflanzen angestellten Erwägungen für unerheblich halten zu wollen. Lebensweise und Organisation der Wasserpflanzen sind eben ganz wesentlich von denen der Landpflanzen verschieden; die ihnen mangelnde Transpiration und entsprechende Stoffzufuhr wird hier einfach dadurch ersetzt, dass sie im Stande sind, durch ihre schwach cuticularisirte Epidermis an allen Theilen von außen her Wasser und darin gelöste Stoffe aufzunehmen, womit alle diejenigen Einrichtungen wegfallen, die wir hier eben als Bedingungen des Lebens der Landpflanzen studiren. Auch wird an der Bedeutung unserer Erwägungen nichts geändert durch die Thatsache, dass kleine Mengen von Wasserdampf auch aus der Epidermis ohne Mithülfe der Spaltöffnungen entweichen können, wobei es ganz dahingestellt sein mag, in welchem Grade dies geschieht und ob es für die Pflanzen irgend einen

Nutzen bietet. Man darf wohl sagen, dass auf keinem Gebiet der Pflanzenphysiologie die Sorge um unbedeutende Kleinigkeiten von der Einsicht in die hohe Bedeutung der wirklich wichtigen Organisationsverhältnisse soweit abgeführt hat, wie gerade auf dem Gebiet der Transpiration und aller durch sie hervorgerufenen Erscheinungen: alle möglichen Kleinigkeiten wurden studirt, nur die Hauptsache: dass es sich um die Zufuhr von Nahrungsstoffen in die Assimilationsorgane handelt, kaum beachtet. Da nun aber wie aus den vorausgehenden Betrachtungen erhellt, gerade das Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen die Transpiration, somit auch den aufsteigenden Wasserstrom und endlich die Aufnahme der Nahrungsstoffe aus dem Boden regelt, so wollen wir noch kurz auf die Mechanik dieser Bewegungen näher eingehen.

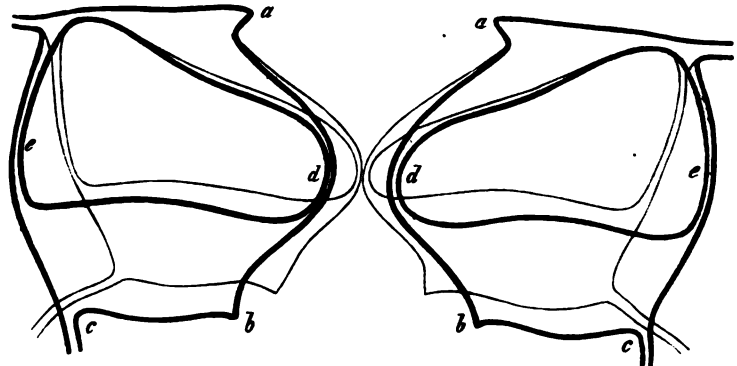


Fig. 203. Querschnitt einer Spaltöffnung senkrecht zur Blattfläche. Die dicken Contouren geben die Form der Schließzellen bei geöffneter, die dünnen bei geschlossener Spalte (nach SCHWENDENER).

Das Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen wird durch Formveränderungen der Schließzellen hervorgebracht, deren Natur am einfachsten aus der hier beigegebenen Figur zu erkennen ist[1]). Die ausgezogenen dicken Linien derselben bezeichnen den Umriss der Schließzellen in seinem auf der Blattfläche senkrecht stehenden Querschnitt zu der Zeit, wo die Spalte offen ist. Die dünnen Linien geben den Umriss derselben Zellen bei, wie man sieht, geschlossener Spalte. Die Figur zeigt sofort, dass es sich nicht nur um ein Hervorquellen der mit *d* bezeichneten inneren, dünnen Hautlamelle handelt, dass vielmehr bei dem Öffnen und Schließen die ganze Schließzelle ihre Form verändert, was bei ihrer festen Verbindung mit den benachbarten Epidermiszellen zugleich auch eine geringe Verschiebung beider Schließzellen im Raum zur Folge hat. Die andere Figur 203 *b* zeigt die Form der beiden Schließzellen in der Ansicht des Apparates von außen her und zwar ist die Schließzelle *A* in dem Zustande gezeichnet, den sie bei geschlossener Spalte besitzt, während die Zelle *B* die Form in geöffnetem Zustand der Spalte darstellt, wobei jedoch zu beachten ist, dass die dunkle Partie *a a'* nicht etwa den mit *d* bezeichneten Theilen

in der oberen Figur entspricht, sondern vielmehr den dort mit *a* bezeichneten Leisten. Man bemerkt nun in dieser Figur, dass bei dem Öffnen der Spalte die Umfangskrümmung der Schließzelle (*B*) zunimmt und dass diese sich wie ein gebogener Schlauch verhält, der bei stärkerer Anschwellung sich mit seinen beiden Enden bei *p q* gegen die entsprechenden Theile der anderen Schließzelle anstemmt, während der Rücken zurückweicht und die Spalte sich öffnet. — Zwar finden sich bei verschiedenen Pflanzen Spaltöffnungen, wo die Form und Lage der Schließzellen von der hier bezeichneten abweicht; principiell sind jedoch die in Betracht kommenden mechanischen Verhältnisse immer dieselben. Dahin gehört vor Allem, dass die Schließzellen an ihrer äußeren und inneren Wand Fig. 203 *a* und *b* dick und stark cuticularisirt sind, gewöhnlich bildet an den bezeichneten Stellen die Cuticula einen mehr oder minder stark hervorspringenden Wulst oder Leiste, welche den Vorhof und den inneren Hof der Spalte einschließen. Andererseits sind immer zwei dünne Wandstellen an jeder Schließzelle vorhanden: nämlich eine solche gewöhnlich ausgedehntere, wo die Schließzelle an die nächstbenachbarte Epidermiszelle angrenzt, in Fig. 203 bei *e*, während eine gewöhnlich niedrigere, dünne Lamelle den eigentlichen Porus der Spaltöffnung bei *d* begrenzt. — Im erschlafften Zustand bei geringer Turgescenz suchen die dicken Stellen *a* und *b* sich parallel mit dem Spalt mehr gerade zu strecken, sie drücken daher die erschlafften Zellen so zusammen, dass ihre dünnen Stellen bei *d* herausgeschoben werden. Nehmen dagegen die Schließzellen mehr Wasser in sich auf, was durch die dünnen Wände bei *e* erleichtert wird, so ermöglicht die dünne Stelle bei *d* eine Erweiterung in vertikaler Richtung, wobei sie selbst aber nothwendig zurückgezogen wird, indem sie eine mehr vertikale Lage annimmt, wie die dicken Contouren der Fig. 203 zeigen. Es ist leicht ersichtlich, dass die dicken Leisten *a* und *b*, welche an den beiden Enden der Schließzellen (vergl. Fig. 203 *b*) befestigt sind, hierbei gebogen werden müssen und vermöge ihrer Elasticität bewirken sie, sobald die Turgescenz sich vermindert, dass die Schließzellen zusammengedrückt, mehr gerade gestreckt und wie bei Fig. 203 hinausgepresst werden. Dies sind nur die wichtigsten und leicht anschaulich zu machenden Momente bei der Mechanik des Öffnens und Schließens der Spaltöffnungen, die, soweit es den Querschnitt einer Schließzelle betrifft, auch kurz dahin zusammengefasst werden können, dass derselbe durch steigende Turgescenz eine mehr symme-

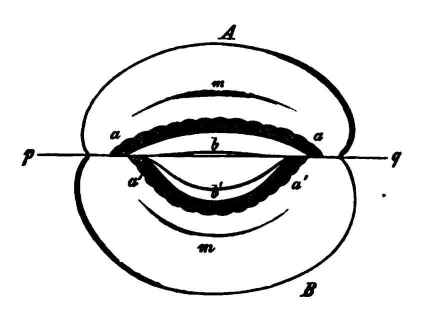


Fig. 203 *b*. Spaltöffnung von oben (außen) gesehen; die obere Hälfte der Figur giebt die Form einer Schließzelle bei geschlossener, die untere Hälfte die bei geöffneter Spalte (nach SCHWENDENER).

trische, durch verminderte Turgescenz beim Schließen der Spalte ein mehr unsymmetrische Form anzunehmen sucht, wie die Fig. 203 ohn Weiteres zeigt. [1])

Obgleich über die äußeren Bedingungen, unter denen die Spalten sic öffnen und schließen, noch nicht die erwünschte Sicherheit besteht, is doch soviel gewiss, dass die Spalten sich bei Sonnenschein, überhaupt kräf tiger Beleuchtung öffnen, wobei also die Schließzellen an Turgescenz ge winnen, und dass sie sich bei Beschattung und im Finstern schließen, wo bei die Turgescenz der Schließzellen abnimmt. Zunächst ist dabei kla dass die Turgescenzveränderungen durch Ein- und Austritt von Wasser er folgen müssen und dass dabei die an die Schließzellen angrenzenden Epi dermiszellen das Wasser liefern oder wieder aufnehmen; dabei ist di dünne Lamelle *e e* Fig. 203 wichtig, insofern sie den Durchtritt des Wasse erleichtert. Die Frage ist nun, wie das Licht eine Steigerung der Turge cenz der Schließzellen bewirkt und warum bei sinkender Beleuchtu diese abnimmt, worüber sich SCHWENDENER, dem das Vorausgehende in Hauptsache entlehnt ist, nicht ausgesprochen hat. Mir aber scheint, da die von mir seit 20 Jahren wiederholt hervorgehobene Thatsache, dass d Schließzellen aller Laubblätter Chlorophyllkörner und deren Assimilations produkte enthalten, die den umliegenden Epidermiszellen gewöhnlich fehlen, ihre Erklärung findet: die Chlorophyllkörner in den Schließzellen werden bei zunehmender Beleuchtung durch Assimilation Kohlenhydrate erzeugen, die wenigstens zum Theil löslich endosmotisch wirken und Einströmung von Wasser durch die dünne Grenzwand aus den benachbarten Epidermiszellen bewirken. Oder wenigstens soviel wird mit Sicherheit anzunehmen sein, dass durch die Gegenwart des Chlorophylls in den Schließzellen überhaupt ein Vorrath von organischer Substanz in ihnen gesichert ist, welche je nach Umständen einen Diffusionsstrom veranlassen kann. Es wird weiterer Untersuchungen bedürfen, ob hierin wirklich ein entscheidendes Moment liegt. Außerdem jedoch dürfte ein Einfluss des Lichtes direkt auf den Molekularzustand des Protoplasmas der Schließzellen mit in Betracht kommen, so zwar, dass wir es hier mit einer Reizerscheinung im engsten Sinne des Wortes zu thun haben. Wir können uns vorstellen, dass bei zunehmender Beleuchtungsintensität der die Schließzellen auskleidende Protoplasmaschlauch resistenter wird, dem hydrostatischen Druck des Zellsaftes kräftiger widersteht und das Hinausfiltriren des Wassers aus den Schließzellen in die Epidermis hindert, ohne jedoch die endosmotische Erfüllung der Zellen zu beeinträchtigen; im Finstern dagegen oder schon bei sinkender Lichtintensität würde meiner Annahme nach der Protoplamaschlauch durchlässiger, filtrationsfähiger und in Folge dessen könnte aus den vorher heftig gespannten Schließzellen ein Theil ihres Wassers durch die Wand *e* hinausgepresst werden. Dass eine solche Art von Reizbarkeit den sonst in der Pflanzenwelt vorkommenden Reizerscheinungen nicht

widerspricht, werden die späteren Vorlesungen über die Reizbarkeit der Pflanzen genügend darthun.

Dem fremd an die Sache Herantretenden könnte das hier behandelte Thema kleinlich und unbedeutend erscheinen, wenn er bedenkt, wie außerordentlich klein die Spaltöffnungen sind und dass der Querdurchmesser auch im geöffneten Zustand nur wenige Hundertel eines Millimeters beträgt. Durch so äußerst feine Öffnungen, wie wir sie etwa durch Ausziehen haarfeiner Glasröhrchen herzustellen im Stande sind, kann aber selbst in langen Zeiten nur äußerst wenig Wasser verdampfen oder ein sonstiges Gas hindurchströmen. Allein die Sache ändert sich, wenn man bedenkt, wie außerordentlich zahlreich die Spaltöffnungen an den assimilirenden grünen Laubblättern zu sein pflegen: 100—200 auf einem Quadratmillimeter der Epidermis sind eine gewöhnliche Anzahl und nicht selten sind sie viel zahlreicher, so dass also ein etwa handgroßes Blatt viele Millionen solch feiner Öffnungen besitzt, die sich gleichzeitig öffnen, wenn die Sonne das Blatt bescheint und gleichzeitig schließen, wenn es beschattet wird.

Die durch das Öffnen und Schließen bei wechselnder Beleuchtung bewirkte Veränderung in der Entlassung des in den Intercellularräumen entwickelten Wasserdampfes wird nun noch dadurch gesteigert, dass bei intensiver Beleuchtung auch Erwärmung des Blattgewebes, also gesteigerte Dampfbildung stattfindet. Dabei wird die Dampfspannung erhöht, der Dampf mit Gewalt aus den geöffneten Spalten hinausgetrieben, wogegen im Schatten und im Finstern die Dampfbildung im Innern schon durch die Temperaturabnahme vermindert, durch das Geschlossensein der Spalten aber der schwach gespannte Dampf zurückgehalten wird, wodurch alsbald völlige Sättigung der Intercellularräume mit Dampf eintreten muss, was die fernere Dampfbildung zumal bei sinkender Nachttemperatur verhindert. Es bedarf kaum einer Erwähnung, dass alle diese Betrachtungen sich eben nur auf die Spaltöffnungen der Transpirationsorgane beziehen können, dass selbstverständlich die an unterirdischen Sprossen und an chlorophyllhaltigen Schmarotzern vorkommenden nur insofern in Betracht kommen, als sie durch ihr bloßes Vorhandensein offene Communikationswege für einen äußerst langsamen Gasaustausch darstellen und dass wir es hier mit Organen von modificirter oder selbst ganz unterdrückter Funktion zu thun haben.

Übrigens kommen außer der wechselnden Beleuchtung und dem davon abhängigen Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen doch noch manche andere Faktoren in Betracht, durch welche die Transpiration beschleunigt oder vermindert werden kann. Zunächst leuchtet soviel ein, dass, auch wenn die Spalten offen sind, das Entweichen des Wasserdampfes aus ihnen in dem Grade verlangsamt werden muss, als die umgebende Luft bereits mit Wasserdampf beladen ist, mit anderen Worten, die Transpiration muss durch die Feuchtigkeit der umgebenden Luft vermindert werden, ganz vernichtet jedoch nur dann, wenn die Luft völlig gesättigt und die

Temperatur der Blätter nicht höher ist als die umgebende Luf
teres der Fall, so könnte der durch höhere Temperatur au(
spannte Wasserdampf doch entweichen. Da ferner die Dam
feuchten Oberfläcl
aus den Zellwän
die Intercellular
Blattes begrenzen
gerung der Ten
schleunigt wird,
Spaltöffnungen im
vorausgesetzt, di
tion mit steigende
zunehmen. Nach
mehreren Jahren
Laboratorium ge
obachtungen ist
wahrscheinlich,
Schütteln belaub
den Austritt d
dampfes aus den
leichtert, was i
nauerer Untersu
wäre, als dadurc
tung des Winc
durch ihn bewi
Schüttelns de
näher beleucht
die Bewegung
Transpiration
lich begünsti
wie auf die V
jedem feucht
steht sich b
legung von

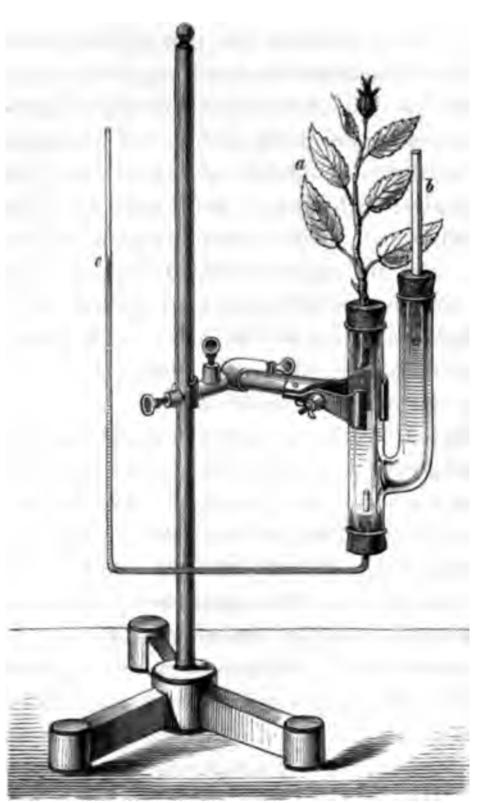


Fig. 204. Apparat zur Demonstration der Saugung und Verdunstung eines Sprosses unter verschiedenen äußeren Bedingungen. Der Spross *a* ist wasserdicht in dem mittleren Glasrohr befestigt; ebenso bei *b* ein Thermometer, welches durch Einschieben zugleich dazu dient, das Niveau *c* des Wassers im engen Rohr jedesmal wieder auf seine vorige Höhe zu bringen, wenn es durch Saugung des Sprosses in 1—5 Minuten gesunken ist. — Ist der Spross hinreichend groß und der Apparat nicht zu schwer, so kann er auf die Wage gestellt und zugleich der Gewichtsverlust durch Transpiration gewogen werden.

Erschütterungen der Sprosse können außerdem noch be
bloße Ausstoßung des Dampfes aus den Intercellularräur

Schon vor mehr als 20 Jahren habe ich ferner die
Theil schon von SENEBIER bemerkte Thatsache constatirt,
tion aus den Blättern auch durch die Gegenwart gelöst
welches die Wurzeln aufnehmen, verändert werden ka
sungen solcher Salze, welche die Pflanzen als Nahrung
z. B. salpetersaures Kali, Gyps, auf die Erde gegossen,
zeln sich befinden, bewirken eine merkliche Verlangs

tion. Dasselbe geschieht, wenn in Nährstofflösungen entwickelte, intakte Wurzeln statt reinen Wassers nährende Salzlösungen aufnehmen. Kulturpflanzen auf einem stark gedüngten Boden werden daher im Allgemeinen schwächer transpiriren, weniger Wasser verbrauchen, als solche auf einem nahrungsarmen Boden. Es wäre zur Zeit kaum möglich eine ganz befriedigende Erklärung dieser Thatsache zu geben, denn wenn auch bekannt ist, dass der Wasserdampf aus einer Salzlösung sich schwieriger losreißt als aus reinem Wasser, so ist dadurch doch die fragliche Erscheinung noch lange nicht erklärt, wohl aber erkennen wir auch hier wieder die Bedeutung der Transpiration für die Ernährung der Pflanze, denn es leuchtet ein, dass ein mit Nahrungssalzen stark beladenes Wasser den grünen Assimilationsorganen in geringerer Menge zugeführt zu werden braucht, als wenn es nur wenig von diesen Substanzen enthält.

Am Schlusse des Vorausgehenden und zur Einleitung für das Folgende möchte ich nun noch die Frage kurz berühren, ob denn wirklich das in den Holzzellwänden aufsteigende Wasser, welches in den Blättern verdunstet, auch die in ihm gelösten Nahrungsstoffe, die Sulphate, Phosphate und Nitrate der Alkalien und alkalischen Erden mit sich führt und bis in die assimilirenden Zellen der Blätter hineintransportirt. Diese Frage ist in der That berechtigt, weil man sich lange Zeit hindurch den Transport dieser Nahrungsstoffe in anderer Art gedacht hat. Man nahm an, dass die saftreichen, protoplasmahaltigen, lebenden Zellen der Wurzelrinde nach endosmotischen Gesetzen diese Stoffe aus dem die Wurzeln umgebenden Bodenwasser aufnehmen und dass ebenso von Zelle zu Zelle fortschreitend aus den Wurzeln bis in die Blätter hinauf endosmotische Prozesse die einzelnen Salze, ohne dass dabei eine continuirliche Wasserströmung mitwirkt, in die Assimilationsorgane hinauftransportiren. Es handelt sich hier um eine Bewegung der im Wasser aufgelösten Salzmoleküle unabhängig von einer Strömung des Wassers selbst. Denken wir uns eine vereinzelte Zelle in Wasser liegend, welches z. B. Salpeter enthält, während in der Zelle kein solcher vorhanden ist, so wird trotz der Zellhaut und des Protoplasmas ein gewisses Quantum dieser Salzmoleküle in die Zelle einwandern, und wenn diese mit einer Reihe anderer Zellen in Verbindung steht, so werden auch diese nach und nach die Salzmoleküle in sich aufnehmen und dies würde in desto höherem Grade stattfinden, wenn die Salzmoleküle im Innern der entfernten Zellen zersetzt würden und auf diese Weise ein endosmotisches Gleichgewicht sich nicht herstellen könnte. Diese Form der Stoffbewegung kommt sicherlich bei untergetauchten Wasserpflanzen, bei unterirdisch wachsenden Wurzelschmarotzern und stellenweise auch im Gewebe der Landpflanzen vor, allein Erwägungen der verschiedensten Art führten mich seit Jahren zu der Ansicht, dass bei transpirirenden Landpflanzen, zumal bei Sträuchern und Bäumen, auf diese Weise den Lebensbedingungen der Pflanzen nicht entsprochen werden könne. Die angedeuteten endosmotischen

Bewegungen der Salzmoleküle sind so langsam, dass sie unmöglich der Bla
krone eines Baumes die große Masse von Nahrungssalzen zuführen könn
welche dort bei der Assimilation mitwirken und durch die Analyse in d
Blättern wirklich nachgewiesen werden. Seitdem ich nun den von Un
schon früher gelegentlich angedeuteten Gedanken, dass der Transpiratio
strom der Landpflanzen sich nicht in den Hohlräumen, sondern in der Su
stanz der Zellwände des Holzes bewegt, zu voller Klarheit gebracht ha
entstand die Frage, ob das in den Holzzellwänden aufsteigende Wasser ni
vielleicht reines Wasser wäre oder ob es doch die im Boden enthalte
löslichen Salze mit sich führt und bis in die Blätter transportirt. Die
Annahme wurde insofern Vorschub geleistet, als es sich offenbar nur
äußerst verdünnte Lösungen handeln kann, um Wasser, in welchem die g
lösten Moleküle der betreffenden Salze nur in äußerst geringer Menge
etwa 1 : 2000 oder noch weniger enthalten sind. Ferner war zu beacht
dass ja auch bei der gewöhnlichen endosmotischen Bewegung Salzmolek
durch die Substanz von Zellwänden und Protoplasma hindurchgehen. I
konnte also weiter schließen, dass auch die im aufsteigenden Wasserstr
enthaltenen wenigen Salzmoleküle in der Substanz der Holzwände mit de
Wasser zugleich fortbewegt werden. Ihre experimentelle Bestätigung fi
den nun in vollem Maße diese Erwägungen durch die Thatsache, dass so
gar ein nicht den gewöhnlichen Nahrungsstoffen angehöriges Salz, das sal
petersaure Lithium, der von mir geforderten Bedingung entspricht und i
den Holzwänden mit dem Transpirationsstrom emporsteigt. Gießt ma
wie schon erwähnt, eine schwache Lithiumlösung auf die Wurzeln eine
Landpflanze, so fährt diese fort zu transpiriren und nach 1—2 Stunden fin
det man in Blättern, welche 50—200 Ctm. über den Wurzeln liegen, da
Lithium bereits vor. Schneidet man die Blätter ab und taucht sie mit Au
schluss des Stieles in reines Wasser, so lässt sich im letzteren nach wenige
Stunden Lithium nachweisen, welches durch Diffusion aus der Epiderm
ausgetreten ist. Es ist gar nicht daran zu denken, dass diese rasche Be
wegung des Lithiums in der Pflanze durch Endosmose von Zelle zu Zell
stattgefunden habe, es ist offenbar mit dem Transpirationsstrom in den Hol
zellwänden emporgestiegen und in derselben Weise werden die genannte
Nahrungssalze der Pflanze ebenfalls in die Blätter befördert werden. M
dem Gesagten ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass auch bei den Holzpflan
zen, wo es eben nöthig ist, endosmotische Bewegungen der Salzmolekül
stattfinden: wenn die Zellen der lebenden Rinde oder die Assimilations
zellen der transpirirenden Blätter in ihrem Innern phosphorsauren Kal
oder schwefelsaures Magnesium u. dgl. zersetzen, so werden die Molekül
dieser Salze, welche mit dem Wasserstrom in den Holzwänden empor
steigen, endosmotisch in das Innere der genannten Zellen eindringen kön
nen. Man wird sich im Allgemeinen ein richtiges Bild machen, wenn ma
sich denkt, dass das im Holz aufsteigende Wasser zunächst in alle Zellwän

auch des parenchymatischen Rinden- und Blattgewebes sich verbreitet und die in ihm gelösten Salztheilchen mitnimmt, so werden die Zellinhalte des lebenden Gewebes ringsum von einer Wasserschicht umgeben, welche sich zwischen den Molekülen (Micellen) der Zellhäute befindet: Das Zellwandgerüst der ganzen Pflanze enthält zugleich den Wasser- und Salzvorrath für alle Zellen; braucht eine der letzteren Wasser, so findet sie es zunächst in ihrer Wand, braucht sie dagegen eine Anzahl von Salzmolekülen, so sind auch diese im Wasser der Zellwand enthalten und können sofort in das Innere eintreten. Das Alles gestaltet sich natürlich weit einfacher bei untergetauchten Wasserpflanzen, welche an jedem Punkt ihrer Oberfläche Wasser und darin gelöste Salze aufnehmen können; bei dem schlanken Bau, den zahlreichen großen Intercellularräumen der Wasserpflanzen ist der Weg, den die Stoffe in den Zellwänden zu beschreiben haben, selten größer als 1 mm und auch die langsamste Bewegung reicht hin, dem Bedürfniss zu genügen.

Vielfach ist schon seit alter Zeit die Frage ventilirt worden, ob die Blätter nicht wenigstens unter Umständen, z. B. zur Zeit anhaltenden Regens oder wenn sie mit Thauwasser beschlagen sind, Wasser und darin gelöste Nährstoffe aufsaugen können; die direkten in dieser Richtung zahlreich angestellten Versuche haben keine irgendwie erheblichen Resultate geliefert und in der Hauptsache ist es gar nicht schwer, sich über die wesentlichen Punkte auch ohne das zu orientiren. Ist die ganze Pflanze, speciell die Blätter mit Wasser strotzend erfüllt, so wäre nicht einzusehen, wie diese letzteren von außen her noch Wasser in sich aufnehmen sollten; sind sie dagegen welk, nicht ganz mit Wasser erfüllt, so wird es auf die Beschaffenheit der Cuticula ankommen, ob und wie rasch sie im Stande sind, Wasser aufzusaugen. Thatsache ist, dass stark abgewelkte Sprosse, zumal von Holzpflanzen, welche man umgekehrt in Wasser taucht, so dass der querdurchschnittene Stengel herausragt, oft tagelang trotz der Wasserumgebung welk bleiben, also kein Wasser aufsaugen, was selbstverständlich überhaupt nicht geschieht, so lange eine an der Oberfläche haftende Luftschicht die Benetzung der Blätter verhindert. Werden aber die Blätter wirklich benetzt, so können auch nach Umständen kleine Wasserquantitäten in das Gewebe eindringen und selbst die etwa im Wasser enthaltenen Salztheilchen können unter Umständen eintreten, wie man mit Bestimmtheit daraus schließen muss, dass mit Lithiumsalpeter durchtränkte Blätter das Lithium an umgebendes Wasser abgeben, und wie ferner aus der Thatsache hervorgeht, dass Wassertropfen, welche man auf Blattoberflächen haften lässt, nach einiger Zeit alkalische Reaktionen zeigen, weil kleine Mengen alkalischen Salzes aus dem Gewebe herausdiffundirt sind[3]), und dass Stoffe der verschiedensten Art von außen her in die Blätter eindringen, zeigt die außerordentliche Empfindlichkeit der letzteren z. B. gegen Ammoniakdämpfe, gegen Chlor und salpetrige und schweflige Säure, welche in der Nähe von

Fabriken Wiesen und Gärten in hohem Grade beschädigen. Allein das All
beweist nicht, dass den Landpflanzen irgendwie erhebliche Mengen vo
Wasser und darin gelösten Salzen durch die Blätter zugeführt werden un
dass auf diese Weise die Thätigkeit der Wurzeln und der Transpiratio
unterstützt werde. Wenn nach heißen Tagen die welk gewordenen Blätt
und Sprossaxen mit Sonnenuntergang wieder frisch werden, so geschiel
dies keinesfalls durch Aufnahme von Wasserdampf aus der nunmehr feuch
ter gewordenen Luft, sondern einfach dadurch, dass bei Verminderung d
Transpiration, aber fortgesetzter Zufuhr des Wassers von unten her die Tu
gescenz der Organe sich wieder herstellt.

Wie aus dem eben Gesagten hervorgeht, ist also die normale Versor
gung der Landpflanzen mit Wasser und darin gelösten Nährstoffen die Funk
tion der in der Erde verbreiteten Wurzeln. Die nachher zu besprechende
Eigenthümlichkeiten und Schwierigkeiten, mit denen die Aufnahme diese
Stoffe aus dem Boden verbunden ist, sowie auch die sehr große Masse vo
Wasser, welche aufgenommen werden muss, ist offenbar eine von den Ur-
sachen, welche es bedingen, dass die chlorophyllhaltigen und transpirirenden
Landpflanzen im Gegensatz zu den Wasserpflanzen und Schmarotzern so
außerordentlich reich verzweigte, meist aus Hunderttausenden von einzel-
nen Wurzelfäden bestehende Wurzelsysteme erzeugen, worüber ich mich
ausführlicher in einer früheren Vorlesung ausgesprochen habe. Die Reich-
haltigkeit des Wurzelsystemes entspricht eben der Flächenausdehnung und
Funktion der Transpirationsorgane. Wo, wie bei den untergetauchten
Wasserpflanzen, die Transpiration völlig mangelt, sind auch nur sehr wenige
oder gar keine Wurzeln vorhanden und im letzteren Fall dienen dieselben
bei den niederen Pflanzen (Algen), wie früher gezeigt wurde, nur als Haft-
organe. Die schwimmenden, mit einer Verdunstungsfläche versehenen
Wasserpflanzen, wie Stratiotes, Hydrocharis, Lemna, haben zwar mehr oder
minder entwickelte Wurzeln, deren Funktion jedoch nur wenig in An-
spruch genommen wird, weil die Blätter in der feuchten Atmosphäre wenig
transpiriren und andrerseits die von flüssigem Wasser umgebenen Wurzeln
dasselbe ohne jedes Hinderniss aufsaugen können. In einer ähnlichen Lage
befinden sich betreffs ihrer Wurzelthätigkeit auch die Sumpfpflanzen, deren
Blattkrone zwar beträchtliche Wassermengen transpirirt, deren Wurzeln
jedoch in einem völlig mit Wasser durchtränkten Boden ungehindert das-
selbe aufnehmen können. Sie sind zwar viel reichlicher bewurzelt als die
schwimmenden, submersen Wasserpflanzen, aber doch bei Weitem nicht
mit so zahlreichen und den Boden so dicht erfüllenden Wurzelfäden ver-
sehen, wie die eigentlichen Landpflanzen. Das Charakteristische in der
Lebensweise der letzteren liegt darin, dass sie überhaupt nur dann ge-
deihen, wenn ihre Wurzeln in einem verhältnissmäßig trockenen und nur
gelegentlich mit Wasser gesättigten Boden ausgebreitet sind. Also gerade
diejenigen Pflanzen, welche durch ihre assimilirenden Blätter die größten

Quantitäten von Wasserdampf aushauchen, sind mit ihren Wurzeln auf ein Erdreich angewiesen, in welchem für gewöhnlich und ganz besonders zur Zeit des stärksten Wasserverbrauches verhältnissmäßig nur wenig Wasser enthalten ist. Man beachte, um dies vollständig zu verstehen, dass in den Monaten Mai, Juni, Juli, August und September ganz vorwiegend die Transpiration und Ernährung unserer Kulturpflanzen, Wiesenpflanzen und Waldbäume im Gange ist, in einem Zeitraum also, wo die Erde nur gelegentlich durch Regen vollständig mit Wasser gesättigt wird, während oft Wochen, ja Monate vergehen, wo diese Pflanzen genöthigt sind, bei starker Transpiration große Wassermassen aus einem Boden aufzunehmen, der, wie der oberflächlichste Augenschein zeigt, nur relativ geringere Wassermengen enthält. Und dieses scheinbar ungünstige Verhalten ist sogar durchaus erforderlich für das Gedeihen der echten Trockenlandpflanzen, denn bekanntlich werden Felder, deren Boden zu feucht ist, durch Entwässerung (Drainage) in höherem Grade vegetationsfähig gemacht, was ebenso von Gärten und Wäldern gilt. Auch die Pflanzenkultur in Gewächshäusern und Zimmern lehrt, dass Landpflanzen, welche in Blumentöpfen eingewurzelt sind, sehr leicht durch Fäulniss der Wurzeln zu Grunde gehen, wenn sie zu oft begossen werden, und zu den elementarsten Regeln der Pflanzenkultur in Blumentöpfen gehört es, die Erde in den letzteren jeder Zeit erst stark austrocknen zu lassen, bevor neues Wasser aufgegossen wird. Die Wurzeln der Landpflanzen funktioniren also nur dann auf die Dauer richtig, wenn der sie umgebende Boden für gewöhnlich relativ wasserarm ist, ohne dass jedoch eine kürzere Zeit dauernde, völlige Durchtränkung des Erdreiches sogleich schädlich wirkte. In einem mit Wasser völlig erfüllten Boden finden die Wurzeln der Landpflanzen nicht diejenige Quantität von Luft, deren sie zu ihrer Atmung bedürfen, und wenn der Boden zugleich reich an organischen Bestandtheilen ist, so gehen diese in Fäulniss über, welche auf die Wurzeln schädlich wirkt. Der normale günstige Zustand für die Wurzeln transpirirender Landpflanzen ist also der, dass sie in einem Boden sich verbreiten, welcher gleichzeitig neben kleineren Quantitäten von Wasser auch lufterfüllte Räume enthält, durch welche die Atmung der Wurzeln unterhalten wird. Sehr häufig sinkt aber bei lange andauernder Trockenheit ohne Regenwetter der Wassergehalt des Bodens so tief, dass er fast lufttrocken erscheint und anscheinend kaum begreiflich ist, wie die Wurzeln im Stande sind, die großen Wassermassen, welche durch die Blätter transpiriren, ihm zu entziehen. Es kommt also darauf an, eine richtige Vorstellung davon zu gewinnen, wie es die Wurzeln der Landpflanzen vollbringen, aus einem relativ wasserarmen Boden doch absolut große Wassermengen aufzunehmen. Ich habe dieses Problem schon 1859 zum Gegenstand eingehender Betrachtungen und Untersuchungen gemacht[1]), die ich dann in meinem Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen 1865 im Zusammenhang dargestellt habe. Die schon dort benutzte und hier wieder

abgedruckte Abbildung, welche das Verhalten der Wurzeln im Boden ver sinnlicht, mag auch hier wieder zur weiteren Verständigung dienen. Fi die Wasseraufnahme kommen wesentlich nur die jüngeren, einige Cent meter von den Wurzelhauben entfernten Theile der einzelnen Wurzelfäd in Betracht, diejenigen Theile, welche noch nicht mit Periderm überzoge wohl aber mit Tausenden von Wurzelhaaren besetzt sind. Diese Wurze haare sind es, welche den unmittelbaren Verkehr der Landpflanzen mit de sie ernährenden Erdreich vermitteln; wir knüpfen daher unsere Betrac

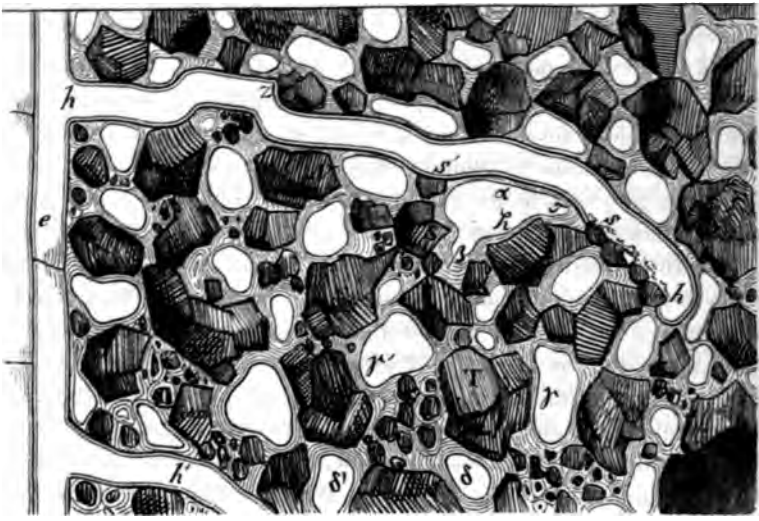


Fig. 205.

tung an das Verhalten eines einzelnen Wurzelhaares an, welches sich vo einer jungen Wurzel aus in die benachbarten Theile der Erde hineingeschoben hat. Es sei *e* Fig. 205 die Epidermis einer senkrecht abwärts gewachsenen Wurzel; aus einer Epidermiszelle ist das Wurzelhaar *h h* herausgestülpt und bei *z* und *s* mit einzelnen Bodenpartikeln verwachsen (s. unten). Die dunkelschraffirten Körper *T* sind mikroskopisch kleine Bodentheilchen, zwischen denen sich die völlig weißen Luftlücken befinden. Jedes Bodenkörnchen ist mit einer dünnen Wasserschicht umhüllt, die von seinen Flächenkräften festgehalten wird; wo die Anziehungen benachbarter Bodentheile zusammenwirken (an den einspringenden Winkeln), bilden diese sonst dünnen Wasserschichten dickere Ansammlungen; diese Wassersphären sind in der Zeichnung durch geschwungene Linien angedeutet z. B bei β und γ. Auch die Oberfläche des Wurzelhaares ist z. B. bei α mit einer dünnen Wasserschicht bekleidet, seine Wand von Flüssigkeit durchtränkt; die weiß gelassenen Räume sind mit Luft erfüllt. Betrachten wir nun das Wurzelhaar für einen Augenblick als unthätig und im Boden solle überhaupt kein

Störung stattfinden. Alsdann stehen sämmtliche Wassersphären der Bodentheilchen unter einander nicht nur in Berührung, sondern auch in einem Gleichgewicht. Würde man z. B. die Wasserschicht bei γ wegnehmen, so wäre das Gleichgewicht in dem ganzen Systeme gestört, es würde von δ und β und anderen Stellen aus Wasser nach γ strömen, solange bis die Adhäsionskräfte im Gleichgewicht sind. Nehmen wir nun an, das Wurzelhaar hh sauge das Wasser α oder τ auf, dieses dringe durch die Haut ins Innere des Haares oder auch es bewege sich längs τ, α, S in der Substanz der Wandung selbst weiter, so wird die Oberfläche derselben bei α oder τ weniger Wasser haben, als ihrer Anziehungskraft entspricht; sie entzieht es der Stelle τ, diese nimmt sodann Wasser von β auf, und die Bewegung setzt sich nach γ, δ fort u. s. w., bis das molekulare Gleichgewicht aller Wassersphären wieder hergestellt ist; dabei werden diese sämmtlich dünner und der Boden als Ganzes trockener. Diese Austrocknung kann sich aber nicht bloß in der unmittelbaren Nähe des Wurzelhaares geltend machen, sie ergreift vielmehr gleichzeitig die entfernteren Theile, indem bei der Aufsaugung durch das Wurzelhaar bei α oder τ eine beständige Strömung des adhärirenden Wassers von δ nach γ, β und α hin eintritt. Diese Annahme wird unterstützt durch die Wahrnehmung, dass die Erde großer Glasgefäße, in denen Pflanzen vegetiren, nicht bloß in der unmittelbarsten Nähe der aufsaugenden Wurzeln austrocknet, sondern, soweit die Färbung der Erde es erkennen lässt, die Trockenheit gleichmäßig in allen Theilen, auch entfernt von den Wurzeln zunimmt. Jene aus den Molekularkräften leicht ableitbare Bewegung des Wassers an den Bodenoberflächen hin beschränkt sich daher nicht bloß auf mikroskopische Distanzen. Jedes Wurzelhaar für sich wird zum Centrum einer allseitig gegen dasselbe gerichteten Strömung, für die mit Tausenden von Wurzelhaaren bedeckte Oberfläche eines kleinen Wurzelstückchens resultirt daraus eine ähnliche Bewegung, welche die Wassertheilchen des Bodens vorzugsweise radial gegen die Axe der Wurzel von allen Seiten hinführt.

Denken wir uns die Wasserhülle eines Bodenstückchens ihrer Dicke nach in mehrere sehr dünne Schichten $a, b, c \ldots n$ zerlegt, so dass n die äußerste, a die das Bodentheilchen unmittelbar berührende ist; alsdann werden die Wassermoleküle der Elementarschicht a mit einem Maximum von Kraft angezogen, in den progressiv weiter entfernten Schichten b, c u. s. w. wird diese Anziehung immer geringer und stellt n die äußerste Schicht vor, wenn der Boden eben mit Wasser gesättigt ist, so ist in ihr die molekulare Anziehung eben nur so groß, um das Wasser am Abtropfen zu hindern. Im zuletzt angenommenen Falle wird bei einer an α oder τ stattfindenden Einsaugung von Wasser vorzugsweise die äußerste Schicht der Wassersphären bei β, γ, δ in Bewegung gerathen, um das gestörte Gleichgewicht des ganzen Systemes herzustellen, und nach α und τ hinfließen, weil diese äußerste Elementarschicht die am wenigsten festgehaltene, also

am leichtesten zu bewegende ist. Je mehr Wasser das Haar bereits au
genommen hat, desto dünner sind die Wassersphären des ganzen Syster
desto größer die Kraft, womit die nun äußerste Elementarschicht (z. B.
festgehalten wird, desto größer müssen die Kräfte sein, welche das Was
in die Wand des Haares hineinsaugen und desto schwieriger und langsan
wird sich eine Störung von α aus bis β, γ, δ fortpflanzen. Es kann endli
ein Zustand der Wasserhüllen eintreten, wobei die noch übrigen Element
schichten von den Bodentheilchen so festgehalten werden, dass kein Was
mehr in die Wand des Wurzelhaares eintritt. Dabei kann die Oberfläc
desselben möglicherweise noch mit einer sehr dünnen Flüssigkeitsschi
bekleidet sein, die wohl keinem imbibirten Körper fehlt. Steht nun
Wurzel mit einem oberirdischen belaubten Stamme in Verbindung, so wi
die Transpiration dieser Organe nach wie vor Wasser aus der Pflanze e
fernen; dieser Verlust kann aber unter den angegebenen Umständen ni
mehr durch Aufsaugung seitens der Wurzel ausgeglichen werden: das Inne
der Pflanze wird wasserarm, die nicht mehr hinreichend gespannten Zell
erschlaffen, die Blätter welken. — Umgekehrt wird man aber auch unt
gewissen Umständen aus dem Welken der Blätter und aus dem bekannte
Wassergehalt des Bodens, bei welchem jenes eintritt, auf den Zustan
schließen können, welcher das Gleichgewicht zwischen der Saugung d
Wurzel und den Adhäsionskräften des Bodens bezeichnet.

Ich habe in einigen Fällen versucht den procentischen Wassergeha
des Bodens zu bestimmen, wenn die darin eingewurzelten Tabakpflanz
nicht mehr im Stande waren, ihm das Minimum von Wasser zu entziehe
dieses findet dann statt, wenn die Blätter in einer feuchten Atmosphä
selbst bei Nacht noch welken, wo also der Transpirationsverlust sehr geri
und der durch die Wurzeln zu liefernde Ersatz ein Minimum ist; wird au
dieses von den Wurzeln nicht mehr geliefert, so ist ungefähr das Gleic
gewicht eingetreten zwischen der Saugkraft der Wurzeloberfläche und d
Absorptionskraft des Bodens für Wasser. Die Ausführung derartiger Be
stimmungen kann ihrer ganzen Natur nach nicht sehr genau sein und s
sollen die folgenden Zahlen auch nur eine bestimmtere Vorstellung der ge
schilderten Verhältnisse liefern. Unter genannten Umständen fing ein
junge Tabakpflanze zu welken an, als der aus Sand und schwarzem Buchen
humus gemengte Boden (im Zimmer) noch 12,3 % seines bei 100° C. be
stimmten Trockengewichtes an Wasser enthielt. Dieser Boden konnte aber
bei 100° C. getrocknet, 46 % seines Gewichtes an Wasser durch Adhäsion
festhalten. Mithin waren von dem möglichen Wassergehalt dieses Boden
nur $46 - 12{,}3 = 33{,}7$ % Wasser für die Tabakpflanze disponibel; die noch
vorhandenen 12,3 % des imbibirten Wassers waren so fest gehalten, das
die Wurzel sie nicht mehr aufzunehmen vermochte.

Eine andere fast gleiche, neben jener stehende Tabakpflanze wurde i
einer regnerischen Nacht (im Zimmer) welk, als der Lehmboden in der Um

gebung ihrer Wurzeln noch 8 % Wasser enthielt, 100 Gramm dieses Lehms konnten aber 52,1 Gramm Wasser durch Adhäsion oder Absorption festhalten; demnach giebt dieser mit Wasser gesättigte Boden nur 52,1 — 8 = 44,1 % seines Wassers an die Pflanze ab.

Unter gleichen Verhältnissen welkte eine dritte Tabakpflanze, deren Wurzeln sich in grobkörnigem Quarzsande befanden, welcher auf 100 Theile seines Gewichtes noch 1,5 % Wasser enthielt. Dieser Sand, bei 100° C. getrocknet, konnte aber 20,8 % Wasser festhalten; demnach war für die Pflanze nach stattgefundener Sättigung des Bodens im Ganzen 20,8 — 1,5 = 19,3 % Wasser disponibel.

Je größer die Adhäsion der letzten Wasserreste an den Bodentheilchen ist, desto größer wird auch der Wassergehalt des Bodens zu der Zeit sein, wo die Wurzel nicht mehr im Stande ist, ihm Wasser zu entziehen; der humose Boden enthielt zu dieser Zeit noch 12,3 %, der Lehm 8 %, der Sand nur noch 1,5 %. Da das Welken erst bei Eintritt dieser Wasserarmuth des Bodens eintrat, so zeigen diese Beispiele zugleich, dass die Tabakwurzeln dem Boden so lange noch, wenigstens kleine Wassermengen entziehen, bis der Boden lufttrocken geworden ist, denn die genannten Wassergehalte entsprechen ungefähr dem luftrockenen Zustande der betreffenden Bodenarten und diese Versuche zeigen zugleich, dass eine Pflanze dem Boden selbst dann noch Wasser entzieht, wenn man nicht mehr im Stande ist, durch Druck Wasser aus ihm herauszupressen.

Aus diesen Thatsachen ist nun ersichtlich, dass es die innige Berührung oder Verwachsung der Wurzelhaare mit den Bodentheilchen ist, durch welche es jenen gelingt, die äußerst dünnen Wasserschichten der letzteren in die Pflanze aufzusaugen. Diese Vereinigung von Wurzelhaaren und Bodentheilchen hat aber noch eine ganz andere hochwichtige Bedeutung. Nur dadurch nämlich sind sie in den Stand gesetzt, dem Vegetationsboden außer dem Wasser auch noch die nöthigen Nahrungsstoffe zu entziehen. Zwar finden sich unzweifelhaft in den dünnen Wasserschichten, welche die Bodentheilchen umgeben, gewisse für die Pflanze unentbehrliche Stoffe aufgelöst, wie schwefelsaurer Kalk und Magnesiumsulphat, auch wohl äußerst geringe Spuren der übrigen Nahrungssalze, wie schon daraus hervorgeht, dass das aus den Entwässerungsröhren der Ackererde ablaufende Wasser dergleichen Stoffe enthält. Allein eine Reihe der werthvollsten Nahrungsstoffe wird in dem Vegetationsboden so festgehalten, dass es unmöglich ist, sie mit Wassermengen, wie sie ihm durch den Regen zugeführt werden, auszuwaschen. Diese Stoffe, vorwiegend Kali, Ammoniak, Phosphorsäure und die weniger wichtige Kieselsäure befinden sich im Vegetationsboden in einem eigenthümlich gebundenen Zustand: sie sind, wie man zu sagen pflegt, absorbirt. Von der Thatsache, um die es sich hier handelt[5]), gewinnt man am leichtesten eine Vorstellung, wenn man etwa ein Kilo feuchter Acker- oder Gartenerde in einen gewöhnlichen Trichter einfüllt und dann

eine schwache Auflösung von Kalisalzen, Phosphaten oder Ammoni verbindungen obenaufgießt. Untersucht man dann die unten ablauf Flüssigkeit, so findet man entweder gar keine oder nur geringe Spuren

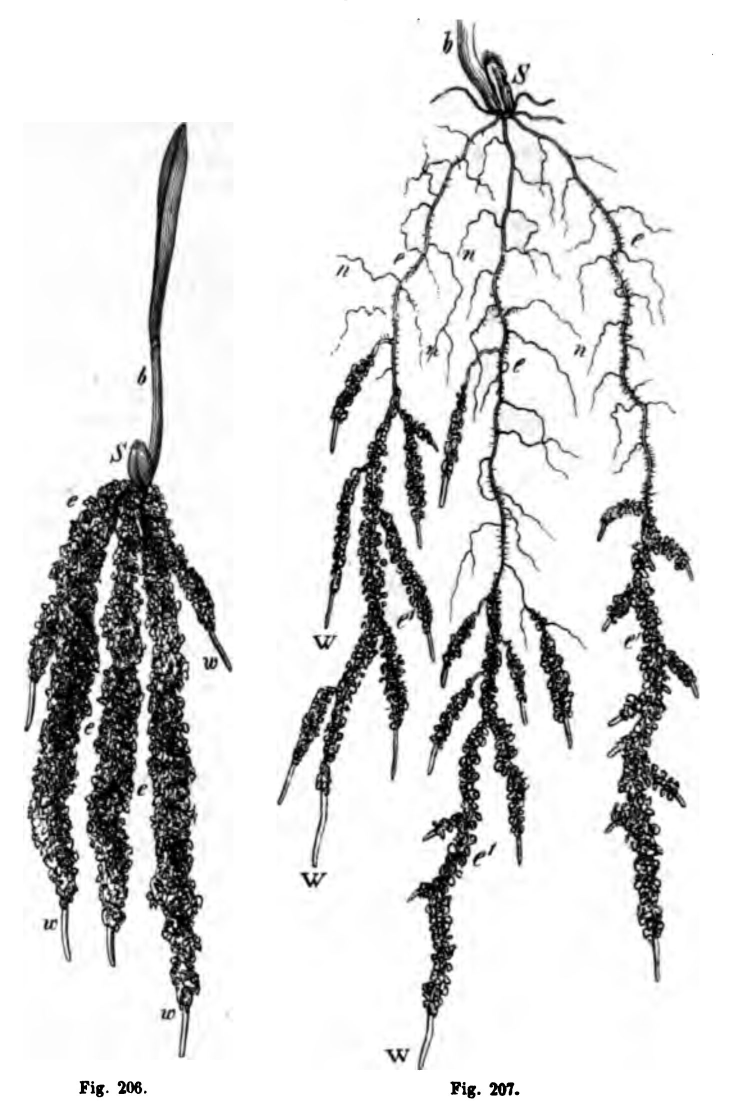


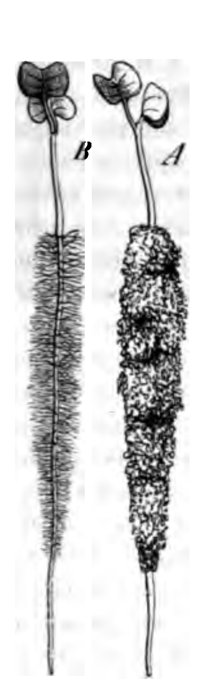
Fig. 206. Fig. 207.

Fig. 206 Weizenkeimpflanze, Fig. 207 vier Wochen ältere Pflanze. *S* die Samenschale; *w* die noch behaarten Wurzelspitzen; *e* in Fig. 206 die mit dem Boden verwachsenen Theile in Fig. 207 aber b mit abgestorbenen Haaren. *e'* die Verwachsung jüngerer Wurzeltheile mit dem Boden.

genannten Stoffe darin, wohl aber Kalk und Magnesiumsulphat gewöhn in größeren Mengen. Es bedarf dann des Aufgießens sehr beträchtli Quantitäten reinen Wassers, um nach und nach die in der Erde vorhin gehaltenen Stoffe zum Theil wieder auszuwaschen: der Vegetationsb

wirkt also auf die genannten Nahrungsstoffe der Pflanzen wie Thierkohle auf Farbstoffe und andere chemische Verbindungen.

Es ist für uns einstweilen von geringerem Interesse zu wissen, in wieweit rein chemische oder auch molekulare Kräfte bei der Absorption der Stoffe im Boden in Betracht kommen. Jedenfalls steht soviel fest, dass chemische Verbindungen des Kaliums, Ammoniaks und der Phosphorsäure an den Oberflächen der kleinen Bodentheilchen mit großer Gewalt festgehalten werden und an ihnen äußerst feine Überzüge bilden. Diese sind es



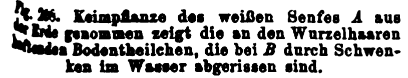


Fig. 206. Keimpflanze des weißen Senfes *A* aus der Erde genommen zeigt die an den Wurzelhaaren haftenden Bodentheilchen, die bei *B* durch Schwenken im Wasser abgerissen sind.



Fig. 209. Wurzelhaar einer Keimpflanze des Weizens mit Bodentheilchen verwachsen; stark vergr. vergl. Fig. 206.

nun aber, die von den Wurzelhaaren aufgenommen werden müssen und es leuchtet sofort ein, dass dies nur dann möglich ist, wenn die Wurzelhaare mit den Bodentheilchen in die innigste und vielfältigste Berührung treten:

da die an den Bodentheilchen haftenden Nährstoffe in den Wasserschichte nicht oder nur äußerst wenig löslich sind, müssen die Wurzelhaare, indei sie sich fest an die Oberfläche der Bodentheilchen anlegen, die Auflösun der absorbirten Stoffe selbst bewirken. Dies gelingt ihnen nun dadurcl dass die äußerst dünne Haut der Wurzelhaare mit einer sauren Flüssigke durchtränkt ist, welche mit der Oberfläche der Bodentheilchen in Berüh rung tretend, die dort adhärirenden Moleküle der absorbirten Stoffe löslic macht und es ihnen ermöglicht, nach den Gesetzen der Diffusion in d Wurzelhaare einzutreten und von dort aus in den Säftestrom überzugeh um schließlich den Assimilationsorganen zugeführt zu werden. Dass c Wurzelhaare in der That im Stande sind, die gesammte Quantität von Ka salzen und Phosphaten, welche zu einer kräftigen Vegetation nöthig sin aus dem absorbirten Zustand in die Pflanze einzuführen, darüber kann ma sich durch Wiederholung eines von NAEGELI 1861 zuerst vorgeschlagenen Experimentes leicht überzeugen. Ich pflege den Versuch in folgender Form zu machen: Torfstücke, welche nach chemischer Analyse so gut wie nichts von Kalisalzen und Phosphaten enthalten, werden einige Tage lang in eine 1—2procentige Lösung irgend eines Kalisalzes z. B. phosphorsauren Kalis oder auch in die Auflösung eines vollständigen Nährstoffgemenges, wie wir es später näher kennen lernen werden, gelegt, bis sie vollständig durchgesogen sind. Die Torfstücke werden nun tagelang in häufig erneuertem reinem Wasser ausgelaugt, bis dieses keine Spuren von Kalium und Phosphorsäure mehr enthält, sodann in kleine Bröckchen zerbrochen und diese in einen großen Blumentopf eingefüllt, in welchem man nunmehr Samenkörner von Mais, Weizen, Tabak, Hanf, Kürbis, Bohnen oder sonst einer Pflanze einlegt. Es genügt mit gewöhnlichem, ohnehin an Sulphaten von Kalk und Magnesia reichen Brunnenwasser oder auch mit einer sehr verdünnten Auflösung von Gyps, schwefelsaurer Magnesia, salpetersaurem Kalk in destillirtem Wasser in gewohnter Weise zu begießen. Nach vollendeter Keimung wachsen sodann die Pflanzen wie in guter Gartenerde kräftig fort, gelangen zu voller Ausbildung und kräftiger Samenproduktion, während in gleicher Weise kultivirte Pflanzen derselben Art, deren Torfboden vorher keine Phosphorsäure und Kalisalze absorbirt hatte, äußerst schwächlich bleiben und verkümmern. Derartige Versuche beweisen, dass die zu einem kräftigen Gedeihen nothwendigen Mengen von Phosphorsäure und Kali durch die Wurzelhaare von den Oberflächen der Torftheile aufgenommen werden.

Vermöge der sauren Flüssigkeit, welche die Wandung der Wurzelhaare durchtränkt, ist es diesen aber sogar möglich, auch feste, selbst krystallisirte Mineralien aufzulösen. Im Jahre 1859 zeigte ich[6]), dass Wurzeln, welche sich fest an polirte Oberflächen von Marmortafeln anlegen, dieselben corrodiren, so dass man nach einiger Zeit auf der polirten Marmorfläche ein Corrossionsbild der darauf hingewachsenen Wurzeln erhält. Allerdings darf

man sich nicht vorstellen, dass diese Corrosionen tief eindringen, sie machen sich vielmehr nur als äußerst feine Rauhigkeiten an der polirten glänzenden Fläche geltend. Später zeigte ich, dass gleiche Corrosionsbilder auch an polirten Flächen von Dolomit (einem Gemenge von kohlensaurem Kalk und kohlensaurer Magnesia), von Magnesit (krystallinischer kohlensaurer Magnesia), von Osteolit (erdigem Apathit, vorwiegend dreibasisch phosphorsaurem Kalk) zu gewinnen sind, wenn man die Wurzeln von Bohnen, Mais, Weizen, Kürbis, Tropaeolum, Erbsen u. a. veranlasst, fest anliegend über die polirten Oberflächen hinzuwachsen. Die Versuche werden in der Weise angestellt, dass man die Gesteinsplatte mit der polirten Oberfläche aufwärts gekehrt auf den Boden eines 10—15 Cm. tiefen Gefäßes legt, dieses mit rein gewaschenem Sand anfüllt und in den letzteren einige Samenkörner legt. Bei hinreichender Befeuchtung wachsen die Keimwurzeln senkrecht hinab, bis sie auf die polirte Fläche aufstoßen, dort biegen sie horizontal seitwärts, wachsen der polirten Fläche dicht angeschmiegt horizontal weiter und bilden ebenso dicht sich anschmiegende Nebenwurzeln. Wenn man nach 8—10 Tagen im Sommer das Gefäß umstürzt, die Gesteinsplatte sorgfältig abwäscht und abtrocknet, so erblickt man auf der polirten Fläche die Corrosionsbilder der Wurzeln. Der Versuch gelingt mit der Sicherheit, dass man ihn zu Demonstrationen bei Vorlesungen benutzen kann.

Aus diesen Thatsachen ergiebt sich nun, dass die Wurzelhaare, wenn sie innerhalb des Vegetationsbodens auf kleine Bruchstücke von Gesteinen treffen, welche kohlensauren Kalk, phosphorsaure Verbindungen, Magnesit und Dolomit enthalten, an der Oberfläche derselben kleine Quantitäten dieser Salze auflösen und in die Pflanze einführen. Da nun der Vegetationsboden ein sehr verschiedenes Gemenge kleiner Gesteinspartikeln mit organischen sogenannten Humusresten darstellt, so werden verschiedene Haare derselben Wurzel und ebenso die Haare verschiedener Wurzeln einer Pflanze hier und dort Gelegenheit finden, bald vorwiegend Phosphate oder Kaliumverbindungen u. s. w. in sich aufzunehmen und dem Saftgemenge der Pflanze zuzuführen. Jedes einzelne Wurzelhaar leistet hierbei freilich nur äußerst wenig; was es aufzunehmen vermag, wird vielleicht nur den millionsten Theil eines Milligrammes betragen. Wie wir schon von früher her wissen, bleibt jedes Wurzelhaar nur wenige Tage leistungsfähig, dafür aber sind an einer Pflanze selbst von unbedeutender Größe Millionen von Wurzelhaaren thätig und während die älteren derselben absterben, treten neue Millionen an ihre Stelle, um andere noch nicht in Anspruch genommene Theile des Bodens auszunutzen, denn wir müssen uns hier des in der Organographie der Wurzeln Gesagten erinnern, dass hinter jeder im Boden fortwachsenden Wurzelspitze immerfort neue Wurzelhaare entstehen, während die älteren weiter hinten an der Wurzel absterben (Fig. 207). Indem nun zugleich aus den schon vorhandenen Wurzelfäden neue solche nach verschiedenen Richtungen hin entspringen und durch den Boden fortwachsen, werden immer

neue Portionen des letzteren von den Wurzelhaaren in Anspruch genomm
und so nach und nach das ganze Bodenquantum ausgenutzt, welches v
Tausenden und Hunderttausenden feiner Wurzelfäden einer Pflanze durc
wachsen ist.

Offenbar tragen also die Wurzeln mit dazu bei, die festen Gesteinspa
tikeln im Vegetationsboden chemisch zu zersetzen, — ein Vorgang, d
gleichzeitig noch durch die im Boden enthaltene Kohlensäure und durch d
im Regenwasser enthaltene Salpetersäure langsam fortschreitet und we
die Verwesungsüberreste bei freier Vegetation dem Boden wieder einv
leibt werden, so muss auf diese Weise der Vegetationsboden immer reic
an löslichen und absorbirten Nahrungsstoffen werden. In sehr deutlic
Form tritt diese Einwirkung der Pflanzen auf ihre mineralische Unterla
hervor, wo Flechten und Moose auf freien Oberflächen von Felsblöcken z.
in Hochgebirgen sich ansiedeln Die feste, krystallinische Oberfläche de
Gesteine wird durch die Thätigkeit der Wurzeln dieser Pflanzen nach un
nach in eine bröckliche, krümeliche, lockere Substanz verwandelt, di
immer tiefer in das Gestein eindringt und so eine Unterlage herstellt, i
welcher dann auch die kräftigeren Wurzeln größerer Pflanzen Fuß fasse
können. In gewissem Sinne verhalten sich also die Wurzeln den minerali-
schen Bestandtheilen des Bodens gegenüber ähnlich, wie die Haustorien de
Schmarotzer sich gegen die Gewebe ihrer Nährpflanzen verhalten, worau
wir jedoch erst später zurückkommen werden.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die in unserer heutigen Vorlesung
behandelten Thatsachen, so macht sich besonders lebhaft die Wahrnehmung
geltend, wie die Pflanze durch ihre eigene Thätigkeit und keineswegs bloß
passiv bei der Aufnahme ihrer Nährstoffe betheiligt ist. Zuerst müssen die
Wurzelhaare, nachdem sie sich den Bodenpartikeln fest angeschmiegt haben
das ihnen fest anhaftende Wasser und die ebenso fest haftenden Nahrungs-
stoffe aufnehmen und nun kommt es darauf an, sie in die Assimilationsor-
gane, in die grünen Blätter, hinaufzubefördern. Die wunderbaren, mit nichts
Anderem vergleichbaren Eigenschaften der Holzzellwände gestatten dem
Wasser und den darin gelösten kleinen Salzmengen das Aufsteigen durch
den Stamm bis zu den Blättern hinauf, aber nur insofern als diese letzteren
selbst nach ihrem Bedarf diese Bewegung reguliren: wenn kräftiges Licht
die reizbaren Schließzellen der Spaltöffnungen zu stärkerer Turgescenz ver-
anlasst die Spalten zu öffnen, entweicht der Wasserdampf aus den Zwischen-
räumen des Blattgewebes gleichzeitig mit dem Sauerstoff der zersetzten
Kohlensäure, und indem so die Assimilation beginnt, wird durch dies fort-
gesetzte Offensein der aufsteigende Wasserstrom in Bewegung gesetzt, der
von den Spitzen der Wurzelhaare ausgehend die bei der Assimilation un-
entbehrlichen Bodenbestandtheile in das chlorophyllhaltige Gewebe der
Blätter einführt.

Dass die Wurzeln nicht bloß passiv an der Aufnahme des Wassers aus dem Boden betheiligt sind, sondern dabei selbstständig und aktiv in Folge gewisser Reizbarkeiten thätig sind, davon überzeugte ich mich zuerst im Spätherbst 1859 durch die Wahrnehmung[7]), dass Pflanzen von Tabak und Kürbis in Blumentöpfen eingewurzelt bei Abkühlung der Erde bis auf einige Grade über Null ihre Blätter welken ließen, also weniger Wasser aufnahmen, als zur Deckung der geringen Transpirationsgröße erforderlich war. Die Erwärmung der Blumentöpfe genügte, um die Wasseraufnahme soweit zu steigern, dass die welken Blätter wieder straff wurden. Man kann diese Erscheinung auch im Sommer hervorrufen, wenn man die Töpfe, in denen empfindliche Pflanzen eingewurzelt sind, durch Umgebung mit Eisstücken abkühlt. Es sind jedoch nicht alle Pflanzen, sondern nur, wie es scheint, die aus wärmeren Klimaten stammenden mit für die Temperatur so reizbaren Wurzeln versehen. Kohlpflanzen z. B. und andere bei uns heimische welkten nicht, als ich die Wurzeln abkühlte. Gewiss ist aber andrerseits, dass bei allen Pflanzen durch Temperatursteigerung der Wurzeln bis auf 25—30° C. die aufsaugende Thätigkeit derselben gekräftigt wird, was z. B. dadurch auffallend hervortritt, dass es mir gelang, bei einer großen Zahl der verschiedensten Pflanzen durch Erwärmung der Wurzeln die Ausscheidung flüssigen Wassers an den Blatträndern in Form von Tropfen hervorzurufen — eine Folge der kräftigen Aufsaugung und Hinaufpressung des Wassers in die Blätter.

Die hier erwähnte Tropfenausscheidung werde ich in der nächsten Vorlesung näher in Betracht ziehen.

Anmerkungen zur XV. Vorlesung.

1) Die thatsächlichen Angaben über den die Mechanik betreffenden Bau der Spaltöffnungen in unserem Text sind mit freier Benutzung entnommen aus SCHWENDENER's Abhandlung: »Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen«, Monatsbericht d. kgl. Akad. der Wiss. zu Berlin, Juli 1881.

2) Über die Veränderung der Transpiration durch Einwirkung von Salzlösungen an den Wurzeln vgl. meine Abhandlung in der Zeitschrift: »Die landwirthschaftl. Versuchs-stationen« 1858, I, pag. 203 und »Bot. Zeitung« 1860 Nr. 14. — Einiges Neuere darüber ist citirt in PFEFFER's: »Pflanzenphysiologie« Bd. I, pag. 151.

3) Über die alkalische Reaktion von auf lebende Blätter gesetzten Wassertropfen und die schon von THEODOR DE SAUSSURE 1804 gefundene Thatsache, dass man Alkalien aus lebenden Blättern auswaschen kann, findet man Weiteres in meiner Abhandlung: »Über alkalische und saure Reaktionen der Säfte lebender Pflanzenzellen« bot. Zeitung 1862, pag. 257.

4) Über das Verhalten des capillaren Wassers im Vegetationsboden verweise ich auf meine Abhandlung in der Zeitschrift: »Landwirthschaftl. Versuchsstationen« 1859. Heft IV pag. 1

5) Über Absorption und Aufnahme absorbirter Stoffe findet man eine sehr ausführliche Darstellung in meinem »Handbuch der Experimental-Physiologie« 1865 pag. 178 Der betreffende Abschnitt in PFEFFER's »Pflanzenphysiologie« 1881 zeigt, dass wesentlich Neues über diese in der vorigen und der folgenden Anmerkung genannten Themat nicht hinzugekommen ist.

6) Über Corrosion polirter Gesteinsplatten habe ich zuerst »Bot. Zeitung« 18[illegible] pag. 118ff. berichtet. Ausführlicheres darüber in meiner »Experimental-Physiologie« pag. 188.

7) Das Welken der Blätter, wenn die Wurzeln sich in zu kalter Erde befinde, habe ich in der Zeitschrift: »Landwirthschaftliche Versuchstationen« 1859. I. pag. 23 beschrieben.

XVI. Vorlesung.

Ausscheidung flüssigen Wassers.

Obwohl die hier zu behandelnden Erscheinungen für das Leben und e Selbsterhaltung der Pflanzen bei Weitem nicht die umfassende Bedeu- ng beanspruchen können, welche der Transpiration, also der Dampfaus- heidung der Landpflanzen zukommt, so lohnt es doch, die Ausscheidungen ssigen Wassers, die unter sehr verschiedenen Umständen an Pflanzen ftreten, besonders deshalb genauer ins Auge zu fassen, weil sie uns in : Strukturverhältnisse und Kraftanordnungen der Pflanzen einen tieferen ıblick gewähren. Besonders die als das Bluten und Thränen bezeichneten sserausscheidungen haben in diesem Sinne auch schon das Interesse der esten Pflanzenphysiologen am Ende des 17. und Anfang des 18. Jahrhun- ts lebhaft erregt.

Mit den Ausdrücken **Bluten** und **Thränen** bezeichnet man die Aus- eidungen von Wasser, welche unter Umständen in Folge von Verwun- ıgen auftreten, im Allgemeinen so, dass aus frischen Holzquerschnitten sser in mehr oder minder großer Menge ausgestoßen wird. Man hat :r zwei wesentlich verschiedene Fälle des Blutens zu unterscheiden, näm- ı erstens den Fall, wo Wasser aus dem Holzkörper in Folge von Tem- aturssteigerung ausgestoßen wird, wobei zunächst die Thätigkeit der ırzeln gar nicht in Betracht kommt, und fürs zweite den Fall, dass aus lzwunden während längerer Zeiträume relativ große Wassermassen aus- toßen werden, welche vorher nicht schon im Holz vorhanden waren, ıdern erst von den Wurzeln aufgenommen werden müssen: die erste Er- einung, die ich das Bluten des Holzes im Winter nennen will, kann nsogut an einzelnen abgeschnittenen Holzstücken wie an eingewurzelten zpflanzen zum Vorschein kommen, während die andere Erscheinung, die als das Thränen der Wurzelstöcke bezeichne, nur an eingewurzelten, enskräftigen Pflanzen auftritt, obgleich ähnliche, aber sehr wenig aus- ige Wasserausstoßungen dieser Art auch an abgeschnittenen Theilen :r Umständen vorkommen können.

Das **Bluten des Holzes im Winter**[1]) beobachtet man in seiner rein sten Form, wenn man an einem kühlen, aber frostfreien Wintertage ei etwa 25—50 Ctm. langes und 2—5 Ctm. dickes Aststück von einem Bau (Rhamnus, Haselnuss, Fichte, Wallnuss, Birke) abschneidet und die beide Querschnitte mit einem scharfen Messer glättet. Draußen in der kalte Luft erscheinen die geglätteten Querschnitte relativ trocken, von flüssige Wasser ist nichts zu sehen, auch nicht an dem unteren Querschnitt, wen man das Aststück vertikal hält. Bringt man aber das Objekt in ein warme Zimmer oder besser noch, umwickelt man es mit einem warmen Tuch, s quillt an dem tiefer liegenden Querschnitt nach und nach klares Wasse aus dem Holz hervor und hält man das letztere sodann etwa einige Minuten lang durch das geöffnete Fenster in die kalte Luft hinaus, so sieht man deutlich, wie das ausgequollene Wasser langsam wieder eingesogen wird, bis die Querschnittsfläche auffallend trocken aussieht. Steckt man das kalte Aststück so in einen Cylinder mit warmem Wasser von 25—30° C., dass nur der obere Querschnitt hinausragt, so quillt aus diesem nunmehr Wasser hervor und zwar zuerst aus der äußersten Holzlage und dann fortschreitend auch aus den inneren, älteren Holzringen des Splintes, entsprechend der von außen nach innen fortschreitenden Erwärmung. Mit dem Wasser zugleich werden aus den Gefäßen kommend feine Luftbläschen mit Gewalt ausgetrieben. Hebt man das Objekt heraus und bringt es in derselben Lage sofort in einen Cylinder mit kaltem Wasser, dann sinkt die Wasserschicht auf dem Querschnitt in das Holz wieder ein, auch wieder von außen nach innen fortschreitend wie die Abkühlung vordringt, bis der Querschnitt trocken erscheint.

Aus diesem einfachen Versuch ist mancherlei zu lernen; zunächst ist es die Erwärmung des Holzes, durch welche Wasser am Querschnitt ausgetrieben wird und zwar wird das Wasser von der warmen Stelle zur kalten hingetrieben; dementsprechend bewirkt Abkühlung, dass das ausgestoßene Wasserquantum wieder in das Holz eingesogen wird. Fürs zweite zeigten mir ausführliche Studien im Winter 1859, dass das ausgestoßene Wasserquantum immer nur einen relativ kleinen Bruchtheil des gesammten im Holz enthaltenen Wassers darstellt. Es versteht sich von selbst und wird durch die Beobachtung bewiesen, dass die Erscheinung überhaupt nur dann auftritt, wenn das Holz verhältnissmäßig reich an Wasser ist. Je wasserärmer es ist, desto stärker muss die Erwärmung sein, um Wasseraustritt zu bewirken. Wie Hofmeister, gestützt auf meine damaligen Beobachtungen, zuerst erkannte, beruht die ganze Erscheinung zunächst auf der Ausdehnung der im Holz enthaltenen Luft. Wir sahen in der vorletzten Vorlesung, dass die Holzzellen auch sehr wasserreichen Holzes niemals ganz mit Wasser angefüllt sind, sondern dass ein Theil ihres Hohlraumes von Luftblasen eingenommen ist. Die Ausdehnung dieser mit Wasserdampf gesättigten Luft ist es nun, welche das Wasser aus den Holzzellen hinauspresst und die Ab-

kühlung dieser Luftblasen wirkt dann andrerseits als Saugung, durch welche das Wasser wieder eingesogen wird. Dass die durch Erwärmung bewirkte Volumenänderung des Wassers selbst bei Weitem nicht hinreicht, die Quantität des ausgestoßenen zu erklären, hatte ich bei meiner Untersuchung schon festgestellt. — Da nun aber die Holzzellen allseitig geschlossen sind und die Gefäße hier einstweilen vernachlässigt werden können, da die Erscheinung auch am gefäßfreien Coniferenholz eintritt, so muss das durch die Ausdehnung der Luftblasen im Holz hinausgepresste Wasser selbstverständlich durch die Zellwände selbst hindurchgepresst werden, was jedenfalls durch die dünnen Wandstücke, welche die Tüpfel verschließen, am leichtesten und raschesten geschehen wird. Bei geringer Temperatursteigerung ist nun die Kraft, womit die Luftblasen das Wasser hinaustreiben, eine verhältnissmäßig geringe, und wir ziehen daraus, dass das Wasser mit Leichtigkeit durch die Holzzellwände hindurchfiltrirt, den Schluss: dass Holz, auch wenn es keine Gefäßröhren enthält, in sehr hohem Grade filtrationsfähig sein muss. In wie hohem Grade dies der Fall ist, davon überzeugte ich mich [2]) vor einigen Jahren an frischen, lebenskräftigen Stücken von der Edeltanne: wurde auf den oberen Querschnitt eines selbst 1—3 m langen Stammstückes mit einem Pinsel eine Wasserschicht aufgesetzt, so sank diese in wenigen Secunden in das Holz ein, während ein gleiches Wasserquantum an dem unteren Querschnitt austrat, — ein Beweis, dass der kleinste Druck mittels Filtration durch das Holz ausgeglichen werden kann. Bei diesen und anderen Versuchen überzeugte ich mich aber auch, dass das Frühjahrsholz der Jahrringe bei Weitem wegsamer ist als das Herbstholz und der Kern.

Bei dieser Gelegenheit will ich sogleich auch auf die sehr merkwürdige Thatsache hinweisen, dass die Luft in den Holzzellen ebenso wie in den Gefäßen lebender Pflanzen in hohem Grade verdünnt ist — eine Thatsache, die ich schon 1865 vermuthungsweise ausgesprochen hatte, die aber gegenwärtig besser bekannt und leicht zu beweisen ist. Der einfachste Beweis, dass die Luft in den Holzzellen verdünnt ist, also einen geringeren Druck ausübt als die Atmosphäre, liegt in der Thatsache, dass ein frisch abgeschnittenes Stück Holz, wenn man es in Wasser von gleicher Temperatur legt, dasselbe begierig aufsaugt, wie man leicht aus dem zunehmenden Gewichte des Holzes beweisen kann. Dieses Aufsaugen aber ist ja weiter nichts, als die Einpressung des Wassers durch den äußeren Luftdruck, der seinerseits aber diese Wirkung nur dann und nur solange üben kann, als die Spannung der im Holz enthaltenen Luft sammt ihrem Wasserdampf geringer ist als der Druck der Atmosphäre oder mit anderen Worten, hätten die dampfgesättigten Luftblasen im Holz dieselbe Spannung wie die atmosphärische Luft, so wäre gar nicht einzusehen, wie frisches Holz, dessen Zellwände mit Wasser gesättigt, dessen Hohlräume wenigstens zum Theil mit Wasser erfüllt sind, noch neues Wasser in sich aufnehmen könnte, und noch viel weniger wäre das natürlich der Fall, wenn etwa die Hohlräume

des Holzes schon ganz mit Wasser erfüllt wären. 1874 machte Höhnel di merkwürdige Thatsache bekannt, dass das Quecksilber tief in die Gefäß des Holzes eindringt, wenn man einen Zweig einer lebenden Pflanze in ein Schüssel mit Quecksilber hinabbeugt und ihn innerhalb desselben durch schneidet. In wenigen Secunden dringt das Quecksilber in die Gefäße so wohl des einen wie des anderen Theiles des Sprosses mehrere Centimete tief ein, desto tiefer, je weiter die Gefäße sind; beachtet man noch d capillare Abstoßung zwischen den Gefäßwänden und dem Quecksilber, gelangt man zu dem Schluss, dass dieses durch eine bedeutende Druck kraft, oder wenn man will Saugung, in die Gefäßröhren hineingepres werden muss: die pressende Kraft ist aber keine andere als der Druck d Atmosphäre auf das Quecksilber; dieser aber ist nur insofern wirksam, al der Luftdruck in den Gefäßröhren kleiner ist, oder mit anderen Worten weil die Luft in diesen verdünnt ist. Die Verdünnung kann eine sehr beträchtliche sein und Höhnel berechnete aus seinen Versuchen, dass der Luftdruck in den Gefäßen bis auf $1/2$, selbst $1/3$ des atmosphärischen Druckes sinken kann und ich habe es wahrscheinlich zu machen gesucht, dass unter Umständen jüngere Gefäße und Holzzellen sogar vollständig luftleer sein können und nur Wasserdampf enthalten.[3]) In der That kann die Luft nur schwer von außen her in die Hohlräume junger Gefäße und Holzzellen eindringen, wenn dieselben, vorher mit Protoplasma und Saft erfüllt, beides verlieren. Ohne indessen auf diesen Punkt näher eingehen zu wollen, leuchtet doch ein, dass die ohnehin schon verdünnte Luft in den Holzzellen sich noch weiter ausdehnen und verdünnen muss, wenn ein großer Theil des in ihnen enthaltenen Wassers durch die Holzzellwände den transpirirenden Blättern rasch zugeführt wird. Übrigens lässt sich der Höhnel'sche Versuch, wie ich gezeigt habe, mit dunklen Farbstofflösungen, soweit es die Gefäße betrifft, anschaulicher machen, und andrerseits habe ich, indem ich die Zweige lebender Coniferen unter Lithiumlösung abschnitt, mich auch auf diese Weise überzeugen können, dass diese rasch zu beträchtlicher Tiefe in das Holzgewebe eindringt, was mit dem Spektroskop in früher angedeuteter Weise zu erkennen ist und von Neuem beweist, dass die Luft in den Holzzellen ebenso wie in den Gefäßröhren verdünnt ist.

Es liegt nahe, diese Thatsachen zur Erklärung mancher noch dunklen Erscheinungen betreffs des Wassergehaltes im Holz lebender Bäume auszunutzen. Die dunkle Thatsache, auf die ich hier hinweise, besteht nicht etwa darin, dass das Wasser in den Holzzellwänden bis in die Krone der höchsten Bäume hinaufsteigt, denn dies ist, wie wir früher sahen, aus der Imbibitionskraft der Holzzellwände durchaus begreiflich: unbegreiflich aber ist bis jetzt, wie das flüssige Wasser in die Hohlräume der Holzzellen kommt. Wenn es sich nur um Holzpflanzen von einigen Metern Höhe handelte oder um die unteren Partien eines hohen Baumstammes, so könnte man glauben, dass die Verdünnung der Luft in den Holzzellen als Saugapparat wirkt.

Allein jede derartige Saugung ist ja weiter nichts als Druckdifferenz zwi-
chen der Atmosphäre und der verdünnten inneren Luft. Wäre also der
ohlraum der Holzzellen ganz luftleer und frei von Wasserdampf, so könnte
ie Saugung oder, was dasselbe heißt, in diesem Falle der gesammte, äußere
uftdruck, auch wenn die Zellwände keinen Widerstand entgegensetzten,
as Wasser doch nur circa 10 Meter hoch in das Holz des Stammes hinein-
eiben, wobei noch dazu unerklärt bleibt, wie man sich die Wirkung des
uftdruckes an den Wurzeloberflächen denken soll. Aber auch die viel
her gelegenen Holzzellen eines Baumes enthalten neben Luft flüssiges
asser und dieses kann auf alle Fälle nicht so einfach durch Differenzen
s Luftdruckes erklärt werden. Indessen führe ich diese Zweifel hier nur
, weil sie die Frage, um die es sich handelt, klar legen: eher oder später
ird sich aber doch wohl zeigen, dass die Verdünnung der Luft im Holz im
rein mit besonderen, bis jetzt nicht näher bekannten Einrichtungen es be-
irkt, dass auch in beträchtlichen Höhen flüssiges Wasser in die Holzzellen
langt. Auch darauf möchte ich noch hinweisen, dass die Verdünnung der
uft auch in den Gefäßröhren kleiner krautiger Pflanzen leicht zu beobachten
t und dass eine so allgemeine Thatsache sicherlich keine zufällige und für
s Pflanzenleben bedeutungslose sein kann. Ob sie als eine Erleichterung
r Bewegung des imbibirten Wassers in den verholzten Zellwänden aufzu-
ssen sein dürfte, kann zwar vermuthet, aber nicht bewiesen werden.

Erinnern wir uns jetzt noch einmal der Erscheinungen, welche durch
rwärmung und Abkühlung an einem im Winter abgeschnittenen Stück
olz beobachtet wurden, so leuchtet ein, dass innerhalb eines lebenden
aumstammes durch ungleichmäßige Erwärmung in verschiedenen Höhen,
ie sie bei plötzlichem Temperaturwechsel nothwendig eintreten muss,
uch Wasserbewegungen im Innern des Holzes eintreten werden: bescheint
B. nach einer kalten Nacht die Sonne einen Baum, so werden sich die
ünneren Zweige rascher erwärmen als der dicke Stamm und das Wasser
ird aus jenen in diesen hingetrieben; umgekehrt aber werden bei zuneh-
ender Nachtkühle die Zweige sich rascher abkühlen als der dicke Stamm
nd aus diesem Wasser in sich aufsaugen. Bei steigender Temperatur im
inter wird überhaupt eine Spannung im Holzkörper eintreten müssen,
enn die sich erwärmenden Luftblasen in den Holzzellen suchen dann das
asser durch die Wände hinauszupressen, was durch die Rinde verhindert
ird; bringt man aber ein Bohrloch an, welches bis in den Splint vordringt,
d setzt man in dasselbe ein Ausflussrohr, welches abwärts gebogen auf
en Grund einer Flasche mündet, so können diese Wirkungen der Tempe-
turänderung sichtbar gemacht werden; bei steigender Temperatur fließt
s dem Bohrloch Wasser in die Flasche, welches eben durch die sich aus-
hnenden Luftblasen des Holzes hinausgedrängt worden ist; bei wieder
ntretender kalter Witterung ziehen sich aber die Luftblasen zusammen,
d die Folge davon ist, dass das in die Flasche ausgeflossene Wasser durch

das Rohr in das Holz wieder aufgesogen wird. Wenn auch, wie oben ge-zeigt wurde, das durch Temperaturerhöhung ausgetriebene Wasser imme nur einen kleinen Bruchtheil des im Holz vorhandenen beträgt, so könne doch bei einem derartigen Versuch aus einem großen Baum immerhin einig Liter Wasser ausgestoßen werden, wenn die Temperatursteigerung beträchtlich genug ist, da ja das im Holz eines großen Baumes enthalten Wasser Hunderte von Litern beträgt. Übrigens braucht die Erscheinun nicht auf den Winter sich zu beschränken, sie kann auch im Frühjahr un selbst im Sommer z. B. bei Birken fortdauern, da es ja nur auf den Wassergehalt des Holzes und die entsprechenden Temperaturänderungen ankommt; das Charakteristische dieser Art des Blutens aber liegt eben darin, dass es unabhängig von der Vegetationsperiode auch im Winter stattfindet.

Dadurch unterscheidet sich nun die zweite Art des Blutens oder das **Thränen der Wurzelstöcke** von der bisher betrachteten, dass sie nur während der eigentlichen Vegetationsthätigkeit, wenn die Wurzeln bereits angefangen haben, aus dem erwärmten Boden Wasser aufzusaugen, stattfindet. Diese Erscheinung ist seit Jahrtausenden bei dem Weinstock beobachtet worden. Schneidet man im Frühjahr, wenn der Boden sich einigermaßen erwärmt und die Wurzeln in Thätigkeit gesetzt hat, eine Rebe dicht am Boden oder auch höher oben quer durch, so tritt augenblicklich ein Quantum klaren Wassers aus dem Holz hervor und der Ausfluss desselben kann viele Tage lang andauern und, wie ich aus eigener Erfahrung weiß, einige Liter Wasser liefern. Dasselbe geschieht bei manchen Bäumen im zeitigen Frühjahr: dicht über dem Boden quer abgesägte Birkenstämme z. B. treiben aus dem Splintholz kommende Wasserströme hervor, die wochenlang dem Wurzelstock entfließen. Dieses Bluten ist aber keineswegs auf eigentliche Holzpflanzen im engeren Sinne des Wortes beschränkt, wie schon die alte Sitte der Mexikaner beweist, welche aus den mächtigen Pflanzen von Agave Americana (der sogenannten hundertjährigen Aloë) dadurch ungeheure Quantitäten ihres nationalen Getränkes Pulque gewinnen, dass sie das sogenannte Herz (die Blattknospe innerhalb der Blattrosette) ausschneiden, worauf sich in der Höhlung des Stammes Wasser ausscheidet, welches von den Wurzeln aus hinaufgetrieben wird. Dasselbe ist mit Zucker und Eiweißsubstanzen versehen, geht daher in alkoholische Gährung über und nach Alexander von Humboldt's Angabe können aus einer einzigen Pflanze auf diese Weise nach und nach Hunderte von Litern Saft gewonnen werden. Früher glaubte man, es sei eine besondere Eigenthümlichkeit einiger weniger Pflanzen, auf diese Weise das von den Wurzeln aufgesogene Wasser an einem Stammquerschnitt auszustoßen, bis Hofmeister in den fünfziger Jahren zeigte, dass dieselbe Erscheinung an beliebigen, auch kleinen, wenig holzbildenden, einjährigen Pflanzen beobachtet werden kann: Ricinus, Tabak, Digitalis, Brennesseln, Sonnenrosen, Mais und dgl. bekannte Kulturpflanzen braucht man nur, wenn sie bereits in kräftiger Vegetation be-

ind, über der Wurzel abzuschneiden und mit einem Glasrohr am
uerschnitt zu verbinden, um die hier wesentlichen Erscheinungen
eobachten zu können, was
bequemer geschehen kann,
in Töpfchen kultivirte Pflan-
dazu eignen; am schönsten
fachsten verläuft ein der-
ersuch, wenn man die Pflan-
t in Erde, sondern in wäs-
Nährstofflösungen (Fig. 210)
wachsen lässt, bis sie ein
Wurzelsystem entwickelt
odann den Stamm abschnei-
ihn mit einem Ausflussrohr
t. Während die Wurzeln
aus der Nährflüssigkeit auf-
wird ein gleiches Quantum
mquerschnitt oben ausge-
.

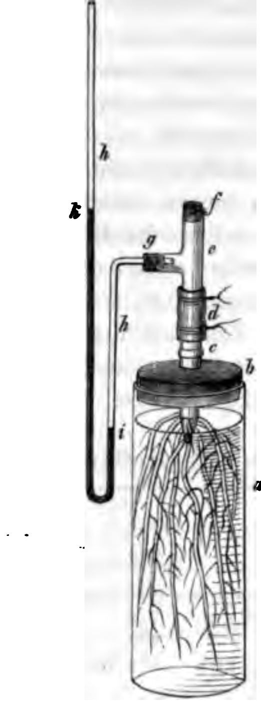


Fig. 210. Eine in dem Gefäß *a* in wässeriger Nährstofflösung erwachsene Maispflanze, oberhalb des Korkes *b* bei *c* abgeschnitten und hier mittels des Kautschuks *d* mit der Glasröhre *efg* verbunden; durch den Kork *g* ist das enge Glasrohr *h* eingeführt; *egh* mit Wasser gefüllt, dann Quecksilber in *h* gegossen; dieses wird durch das aus *c* ausgestoßene Wasser emporgedrückt, wie *i* und *k* zeigt.

Bluten der Wurzelstöcke
Hales 1721 tausendfältig von
rschiedensten Beobachtern
ht worden und es würde
Stoff fehlen, um viele Stun-
den Referaten darüber hin-
n. Statt dessen jedoch wol-
nsere weiteren Betrachtun-
die fragliche Erscheinung
stimmtes Beispiel anknüpfen. Im August 1881 wurde ein sehr kräf-
mplar der Sonnenrose (Helianthus annuus) von ungefähr 3 Meter
d 4—5 Centimeter Stammdurchmesser, welches in meinem
garten im freien Land erwachsen war, sich also in ganz normalem
nszustand befand, ungefähr 25 Centimeter über der Erdoberfläche
eschnitten und sofort ein geeignetes Ausflussrohr auf den Stamm-
ufgesetzt; der abwärts gebogene Schenkel des letzteren ließ das
Wurzelstock ausgestoßene Wasser in einen graduirten Maßcylinder
. Da der Versuch an einem heiteren Tage begonnen wurde, zeigte
Erscheinung, auf welche ich weiter unten noch zurückkehren
ass der Wurzelstock, anstatt sofort Wasser auszustoßen, durch den
erschnitt vielmehr in den ersten Stunden eine nicht unbeträcht-
ge Wasser einsog; erst nachher begann der Ausfluss aus dem
erschnitt, der nun 14 Tage lang fortdauerte; in den ersten Tagen
Wasserausstoßung reichlich, später nahm sie mehr und mehr ab,

im Ganzen aber wurden in 13 Tagen 1061 Cubikcentimeter Wasser ausgestoßen, — ein Quantum, welches mindestens dreimal so groß war als das Volumen des gesammten Wurzelstockes, woraus ohne Weiteres folgt, dass das ausgetretene Wasser keineswegs vorher schon in dem Wurzelstock enthalten gewesen sein konnte, dass es vielmehr erst während des Ausfließens aufgenommen worden ist, — eine der fundamentalsten Thatsachen, um die es sich hier handelt.

Die Modalitäten, unter denen das Ausfließen des Wassers stattfindet, werden am besten ersichtlich gemacht, wenn ich in der hier folgenden Tabelle wenigstens für die ersten sechs Tage die gemachten Beobachtungen zusammenstelle, wobei nur zu beachten ist, dass in der zweiten Columne die Bezeichnungen *m*, *ab*, *fr* — Mittag, Abend, Früh bedeuten, *nm* Nachmittag; die Zahlen in der fünften Columne sind durch Division der im angegebenen Zeitraum ausgeflossenen Wassermasse durch die zugehörige Stundenzahl gewonnen.

Helianthus annuus, August 1881.

Tag	Stunde von — bis	Wetter	Temperaturgrade : *R.* in der Erde	Wasser ausgeschieden pro Stunde *Cubikctm.*	Bemerkungen.
25. Aug.	12½ *m.* — 7 *ab.*	Sonne		8,5	
-	7 *ab.* — 8 *fr.*	-	14	2,46	Nacht
26. Aug.	8 *fr.* — 9½ *fr.*	-	13	14	**Maximum**
-	9½ *fr.* — 12 *m.*	heiter	16,5	12,8	
-	12 *m.* — 4 *ab.*	-	19	2,5	
-	4 *ab.* — 6 *ab.*	-	17	2,5	Querschnitt des Holzes gewaschen, sofort wieder in Gang gesetzt.
27. Aug.	6 *ab.* — 5½ *fr.*	Regen		4,6	Nacht
-	5½ *fr.* — 8 *fr.*	-	13	7,2	
-	8 *fr.* — 9 *fr.*	-	13,2	14	Maximum
-	9 *fr.* — 11 *fr.*	-	13,2	13	
-	11 *fr.* — 3 *nm.*	-	13,5	12	
-	3 *nm.* — 7 *ab.*	-	13,5	8	
28. Aug.	7 *ab.* — 5½ *fr.*	-	12	3,6	Nacht
-	5½ *fr.* — 8 *fr.*	-	12	8	
-	8 *fr.* — 10½ *fr.*	trüb	12,3	10,4	
-	10½ *fr.* — 12 *m.*	-	12,8	10,6	Maximum
-	12 *m.* — 4 *ab.*	-	13,1	8,5	
-	4 *ab.* — 5 *ab.*	-	13	6	
-	5 *ab.* — 7 *ab.*	Regen	13	7	
29. Aug.	7 *ab.* — 5½ *fr.*	heiter	9,5	2,6	Nacht
-	5½ *fr.* — 8 *fr.*	-	10	5,6	
-	8 *fr.* — 9 *fr.*	-	11	8	
-	9 *fr.* — 11 *fr.*	-	13	9	Maximum
-	11 *fr.* — 3 *nm.*	-	15	8,2	
-	3 *nm.* — 5 *ab.*	-	14,5	5	
-	5 *ab.* — 7 *ab.*	-	13	4,5	
30. Aug.	7 *ab.* — 5½ *fr.*	trüb	10	2,5	Nacht
-	5½ *fr.* — 8 *fr.*	-	10,5	5,2	
-	8 *fr.* — 10 *fr.*	-	12,5	13,5	Maximum
-	10 *fr.* — 12 *m.*	-	15	5,5	
-	12 *m.* — 3 *nm.*	Regen	16	5,7	
-	3 *nm.* — 5 *ab.*	-	15	3,5	

Was in unserer Tabelle sofort auffällt und schon seit langer Zeit bekannt ist, das sind die beständigen Schwankungen in der stündlichen Ausflussmenge des Wassers, welche in der Art verlaufen, dass täglich zu einer gewissen Stunde und zwar in unserem Fall täglich zwischen 8 und 11 Uhr ein Maximum des Ausflusses eintritt; von da an nehmen die stündlichen Ausflussmengen bis in die Nacht hinein ab, um gegen Morgen hin wieder zuzunehmen. Es scheint jedoch, dass selbst bei der gleichen Pflanzenart die Stunde des Maximums sich beträchtlich verschieben kann, denn ein anderer Beobachter, der ebenfalls den Helianthus annuus, aber im Blumentopf erwachsen, beobachtete, giebt die Zeit des maximalen Ausflusses zwischen 12 und 2 Uhr liegend an und überhaupt sind die Angaben verschiedener Beobachter in diesem Punkte sehr verschieden; auch kann, wie zum Theil unsere Tabelle schon zeigt, bei demselben Exemplar die Stunde des Ausflussmaximums in auf einander folgenden Tagen sich ändern; doch halte ich es meinerseits immerhin für wichtig, dass eine von mir unter besonders günstigen Bedingungen gemachte Beobachtungsreihe 1860 an einer ebenfalls im freien Land eingewurzelten Pflanze der gemeinen Kartoffel [1]) Resultate ergab, welche mit unserer Tabelle in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen, besonders darin, dass die maximalen Ausflüsse immer Vormittags eintraten. Das Merkwürdigste bei dieser Periodicität liegt jedenfalls darin, dass sie von kleineren Temperaturschwankungen und selbst von beträchtlichen Schwankungen der Erdfeuchtigkeit in dem Grade unabhängig ist, dass sie trotz derselben sich noch zu erkennen giebt. So zeigt unsere Tabelle z. B. am 26. August einen maximalen Ausfluss zwischen 8 und 9 Uhr Morgens von 14 Cubikcentimeter bei nur 13° R., während Nachmittags zwischen 12 und 4 Uhr bei 19° R. nur 2,5 Cubikcentimeter ausgeschieden werden, und ähnliche Verhältnisse treten wiederholt in unserer Tabelle auf. Ebenso ist das Quantum des in der Erde enthaltenen Wassers nicht absolut maßgebend, da auch bei geringerem Wassergehalt desselben ein größerer Ausfluss stattfinden kann; jedoch lehren die zahlreichen Erfahrungen auf diesem Gebiet, dass starke Austrocknung des Bodens die Ausflussmenge ebenso wie starke Abkühlung der Wurzeln beeinträchtigt. Man hat es versucht, diese Periodicität in der Thätigkeit eines Wurzelstockes als eine Folge der vorausgegangenen täglichen Periodicität der Beleuchtung, solange die Pflanze noch intakt war, darzustellen — eine Annahme, welche durch die vorhandenen Beobachtungsreihen kaum gestützt wird und aus allgemeinen Gründen wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Einstweilen ist die Ursache der täglichen Periode eben noch unbekannt.

Die Durchsicht unserer Tabelle ergiebt ferner, dass die Ausflussmenge zur Zeit der Maxima in den ersten zwei Tagen größer ist als in den folgenden, obgleich sich dieselbe am 30. August, also am fünften Tage, noch einmal beinahe bis zur ursprünglichen Höhe erhebt. Dagegen sind die minimalen stündlichen Ausflüsse in den späteren Tagen eher größer als

anfangs oder mit andern Worten, bei zunehmender Versuchsdauer wird die Differenz zwischen täglichem Maximum und Minimum kleiner, wie auch schon aus meinen alten Beobachtungen an der genannten Kartoffelpflanze von 1860 zu entnehmen ist. Alle diese Verhältnisse treten übrigens deutlicher hervor, wenn man diese Beobachtungen auf einem Coordinatensystem graphisch darstellt, in der Art, dass die Tage und Stunden der Beobachtung auf einer Abscissenlinie abgetragen sind, während die Ausflussmengen pro Stunde als Ordinaten erscheinen. Die so construirte Curve lässt die periodischen Schwankungen übersichtlicher als eine Tabelle erkennen.

Die aus dem Holzquerschnitt ausfließende Flüssigkeit ist keineswegs reines Wasser, sondern enthält immer kleine Quantitäten derjenigen Salze, welche die Wurzeln aus dem Boden aufsaugen. Mit geeigneten Reagentien kann man leicht Kali, Phosphorsäure, Schwefelsäure, Kalk in dem ausgeflossenen Wasser nachweisen und auch kleine Quantitäten organischer Stoffe, wie Zucker und Spuren von Eiweiß, können aufgefunden werden — Substanzen, die offenbar aus dem Holzkörper des Wurzelstockes gewissermaßen ausgewaschen werden.



Fig. 211. Apparat zur Beobachtung der Kraft, mit welcher das Wasser durch den Wurzelstock getrieben aus dem Querschnitt des Stammes bei *r* austritt; es wird zuerst die Glasröhre *R* auf diesen dicht aufgebunden, dann die Steigröhre *r* mit dem Kork *k* fest eingesetzt: *R* mit Wasser völlig gefüllt, der obere Kork *k* aufgesetzt und endlich in *r* Quecksilber eingegossen, so dass es gleich anfangs bei *q'* höher als bei *q* steht; je nach der Größe des Wurzeldruckes steigt das Niveau *q'* über *q*. Die Vorrichtung ist viel bequemer als die bisher gebräuchlichen zu handhaben.

Das aus dem Stammquerschnitt eines Wurzelstockes ausfließende Wasser bewegt sich von unten nach oben, muss also durch Druckkräfte der Schwere entgegen in Bewegung gesetzt werden. Diese Druckkraft, oder wie ich es früher genannt habe, der Wurzeldruck kann aber bei Weitem beträchtlicher sein als zum Auftrieb des Wassers aus einem kurzen Stammstumpf nöthig ist. Schon bei kleineren, holzigen Sommerpflanzen, wie Sonnenrosen, Kartoffeln, Tabak, Brennesseln u. s. w., kann man sich mit Hilfe der einfachen Vorrichtung, welche in nebenstehender Figur abgebildet ist, davon überzeugen, dass das Wasser aus dem Querschnitt des Holzes mit einer Gewalt hervordringt, welche im Stande ist, den Druck einer Quecksilbersäule von 20—30 Centimeter Höhe zu überwinden. Viel größer aber ist der Wurzeldruck bei älteren, reich bewurzelten Stöcken der Weinrebe, wo schon Hales fand dass das Wasser aus dem Holzquerschnitt mit einer Gewalt hervordringt,

welche einer Quecksilbersäule von mehr als 100 Centimeter Höhe das Gleichgewicht hält, und manche neuere Beobachtungen ergeben noch beträchtlichere Leistungen des Wurzeldruckes.

Versuchen wir es nun, uns eine Vorstellung von der Natur dieser Druckkraft zu verschaffen, so ist vor Allem das zu beachten, dass das am Holzquerschnitt austretende Wasser, wie man direkt sehen kann, aus den Hohlräumen der Gefäße und Holzzellen hervorquillt. Selbstverständlich wird aber dieses Wasser von den Wurzelhaaren oder überhaupt von den äußeren Zellen der Saugwurzeln aus der Erde aufgenommen; daher stellt sich das zu beantwortende Problem in dieser Form: wie kann durch die Aufsaugung der äußeren Wurzelzellen das Wasser in die Hohlräume des Holzes gelangen und in diesen mit großer Gewalt emporgepresst werden. Ich habe dieses Problem in meinem Handbuch der Experimentalphysiologie 1865 pag. 204 mit Hilfe der hier reproducirten schematischen Abbildung klar zu machen und theilweise zu lösen gesucht. Die Figur 212 soll uns in schematischer Vereinfachung ein Stück von einer jungen Saugwurzel darstellen: *A A* sind einige Rindenzellen der Wurzel, an denen wir uns Ausstülpungen als Wurzelhaare denken dürfen; sie umgeben unmittelbar eine Gefäßröhre *B*. Durch die in den Zellen *A* enthaltenen gelösten Substanzen wird das Wasser des umgebenden Bodens endosmotisch aufgesogen, wodurch dieselben, da sie auf der Innenseite einen Protoplasmaüberzug besitzen, in hohe Turgescenz gerathen. Nun beruht, wie ich schon früher gezeigt habe, die Turgescenz überhaupt darauf, dass eine endosmotische Aufnahme von Wasser durch Zellwände hindurch stattfindet, welche in so hohem Grade gegen Filtration Widerstand leisten, dass eben ein starker hydrostatischer Druck in den Zellen zu Stande kommt. Nun können wir uns hypothetisch denken, dass die äußeren Wände *a* der endosmotischen Einströmung des Wassers zwar günstig sind, dafür aber einen hohen Filtrationswiderstand darbieten, wogegen die Wandstücke *b*, welche an das Gefäßrohr angrenzen, in höherem Grade filtrationsfähig sein können. Es leuchtet nun ein, dass bei hoher Turgescenz einer Zelle *A* das durch *a* aufgenommene Wasser mit Gewalt durch die Wand *b* hinausfiltrirt werden kann; in Folge dessen muss sich das Gefäß *B* mit Wasser anfüllen und dieses muss, weil das Gefäß unten an der Wurzelspitze geschlossen ist, oben am Querschnitt

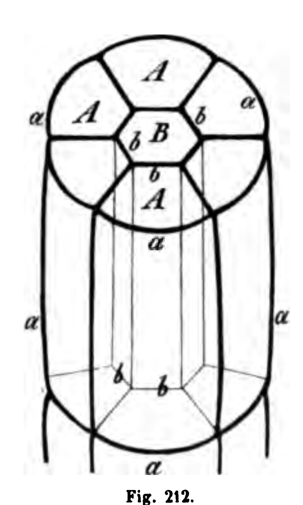


Fig. 212.

des Wurzelstockes herausquellen. Da wir nun wissen, dass die Turgescenz einer Zelle einem Druck von mehreren Atmosphären gleichkommen kann, so ist begreiflich, dass das Wasser aus den Zellen *A* mit einem Druck in das Gefäß *B* eintritt, welcher im Stande ist, daselbe 10—15 Meter hoch emporzutreiben. Bis zu einem gewissen Grade kann man dieses Raisonnement durch einen künstlichen Apparat beweisen. In der nebenanstehenden Figur bedeutet *Z* eine künstliche Zelle, hergestellt aus einem weiten Glasrohr *gg*, welches bei *a* mit einer doppelten Schweinsblase, bei *b* mit einer einfachen verschlossen ist, nachdem man eine endosmotisch wirksame Lösung in *Z* eingefüllt hat. Mittels einer Kautschukkappe *KK* ist über *b* das Glasrohr *r* befestigt. Legt man nun diesen Apparat in ein mit Wasser gefülltes Gefäß, so nimmt die Zelle *Z* das Wasser endosmotisch auf durch die doppelte Haut *a*, und wenn die Turgescenz einen hinreichend hohen Grad erreicht hat, wird durch die einfache Haut bei *b*, welche einen kleineren Filtrationswiderstand darbietet, die durch *a* aufgesogene Flüssigkeit wieder hinausfiltrirt: sie sammelt sich in *r* und steigt in diesem empor. So unvollkommen auch dieser Apparat sein mag, jedenfalls erläutert er den Grundgedanken, auf welchen unsere Vorstellung von dem Wesen des Wurzeldruckes beruht, und in den 16 Jahren, welche seit meiner genannten Publikation verstrichen sind, ist jedenfalls nichts Besseres an die Stelle gesetzt worden. Ich unterließ es damals, auf die verschiedene Rolle hinzuweisen, welche bei der Turgescenz und Filtration einerseits der Zellstoffhaut, andrerseits dem Protoplasmaschlauch der Zelle zufällt. Nachdem ich aber die außerordentlich große Filtrationsfähigkeit der Zellwand erwiesen hatte, musste man den Nachdruck betreffs des Filtrationswiderstandes auf den Protoplasmaschlauch legen, was gestützt auf die alten Beobachtungen Naegeli's über die Eigenschaften des letzteren von Pfeffer nachträglich geschehen ist.

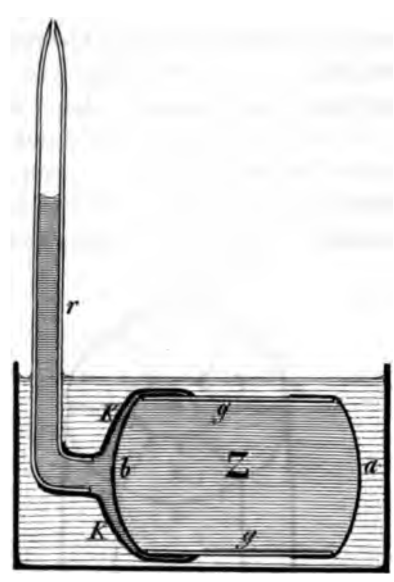


Fig. 213.

Wenn nun für gewöhnlich nur an reich bewurzelten Wurzelstöcken ein erheblicher Auftrieb von Wasser in den Stamm hinein stattfindet, so ist nach der von mir gegebenen Erklärung doch denkbar, dass gelegentlich ähnliche Wirkungen auch an Sprosstheilen ohne Wurzeln zu Stande kommen können. Es handelt sich ja nur darum, dass aufsaugende, kräftig tur-

gescirende Parenchymzellen ihr Wasser in benachbarte Gefäße hinauspressen, an denen es hervorquellen kann. — In der That fand ich, dass abgeschnittene, junge Halmstücke verschiedener Gräser, wenn ich dieselben mit dem basalen Ende in nassen Sand steckte und vor Verdunstung schützte, am oberen Querschnitt Wassertropfen hervorquellen ließen. Nach sehr ausgedehnten Mittheilungen PITRAS sollen belaubte Zweige von Holzpflanzen mit den Blättern in Wasser gesteckt, so dass der Querschnitt der Sprossaxe hervorragt, aus letzterem Wasser unter Druck hervorquellen lassen, was nach dem angegebenen Princip durchaus glaublich erscheint, obgleich ich nicht verschweigen will, dass meine eigenen Untersuchungen in dieser Richtung ohne Ergebniss geblieben sind.

Früher war man geneigt, den Auftrieb des Wassers aus den Wurzeln in den Stamm hinauf als eine von den Ursachen zu betrachten, durch welche bei der Transpiration der Pflanzen das aus dem Boden aufgenommene Wasser in die Blätter befördert wird. Da man jedoch wusste, dass der Wurzeldruck höchstens im Stande ist, das Wasser 30—50 Fuß zu heben, so könnte also die Wasserströmung in Bäumen von 200—300 Fuß Höhe auf diese Weise nicht erklärt werden und höchstens bei Pflanzen von einigen Meter Höhe hätte man auf den Wurzeldruck zur Erklärung der Transpirationsströmung recurriren können. Nachdem ich jedoch bewiesen habe, dass die Transpirationsströmung in den Wänden der Holzzellen als imbibirtes Wasser aufsteigt und dass dabei irgend welcher Druck von unten her überflüssig ist, und nachdem die Thatsache hinreichend erwogen war, dass das durch den Wurzeldruck aufsteigende Wasser in den Hohlräumen des Holzes sich bewegt, konnte die genannte Ansicht als unhaltbar erscheinen, und dass sie völlig unbegründet ist, lehrt die Thatsache, dass die durch Transpiration bewirkte Saugung bei Weitem mehr Wasser beansprucht als durch den Wurzeldruck geliefert wird, was schon aus den älteren Beobachtungen HOFMEISTERS zu entnehmen war. [5]) Schneidet man den belaubten Gipfel einer Kürbis- oder Tabakpflanze oder Sonnenrose über der Erde ab, stellt man jenen in Wasser, während man den Wurzelstock mit einem Ausflussrohr verbindet, so kann man den Wasserverbrauch des belaubten Gipfels ebenso wie den Wasserausfluss aus dem Wurzelstock direkt beobachten. Dabei stellt sich nun heraus, dass die Saugung oder der Transpirationsbedarf des Gipfels bei Weitem größer ist, als das durch den Wurzeldruck in den Stamm hineingetriebene Wasserquantum; der belaubte transpirirende Gipfel einer Tabakpflanze sog z. B. 200 Cubikcentimenter Wasser in derselben Zeit, wo der Wurzelstock nur 15 Cubikcentimeter ausstieß. Schon aus dieser Thatsache folgt, dass die Transpirationsströmung nicht durch den Wurzeldruck erklärt werden kann. Noch bestimmter aber ist dieser Schluss zu ziehen aus der Thatsache, dass bei einer in lebhafter Transpiration begriffenen Pflanze überhaupt gar kein Wurzeldruck vorhanden ist: schneidet man den belaubten Gipfel einer Tabakpflanze, Sonnenrose, Kartoffelpflanze, Kürbispflanze u. s. w.

bei Sonnenschein, also bei lebhafter Transpiration und Wasserströmun
und setzt man sofort ein Glasrohr auf den aus der Erde hervorragenden St

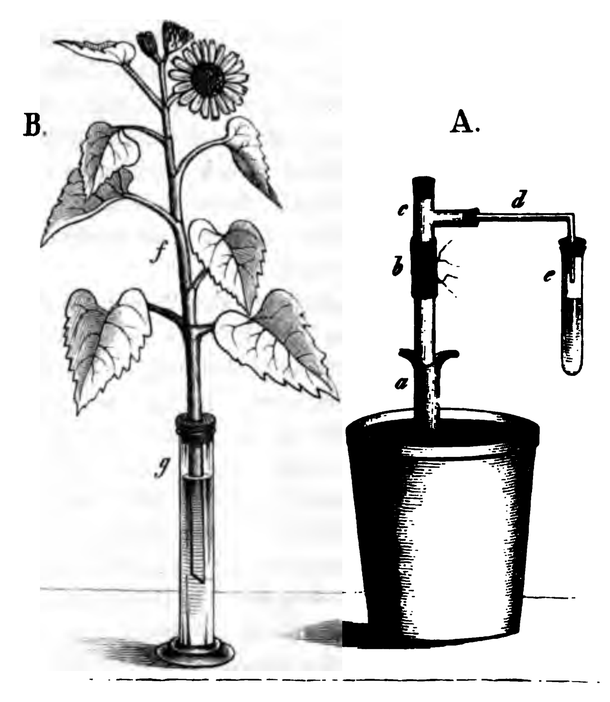


Fig. 214. *A* der in einem Blumentopf eingewurzelte Stamm *a* eines Helianthus annuus mit eine
flussrohr *b c d* versehen; das durch den Wurzeldruck bei *c* ausgestoßene Wasser wird in *e* gemes
B der Gipfel derselben Pflanze *f*, in einen Messcylinder *g* gestellt.

stumpf, gießt man in dieses ein Quantum Wasser, so beobachtet man,
das letztere in das Holz des Wurzelstockes eingesogen wird. Das be
nun, dass zur Zeit der Transpiration die Hohlräume des Wurzelstocke
Wasser nicht erfüllt sind, dass sie vielmehr verdünnte Luft enthalten mü
die es bewirkt, dass das Wasser in die Hohlräume eindringt. Diese
sache schließt nun vollständig die Annahme aus, als ob der Auftriel
Wassers durch die Wurzel bei der Transpirationsströmung irgendwie
wirken könnte, vielmehr wird dadurch constatirt, dass die Erscheinun
Thränens der Wurzelstöcke erst dann zu Stande kommt, wenn der Tra
rationsstrom durch Abschneiden des Gipfels unwirksam gemacht w
ist oder wenn, wie im zeitigen Frühjahr bei der Weinrebe, die transpir
den Blattflächen noch nicht vorhanden sind.

Aber auch bei vollständig belaubten Pflanzen kann, wenn die
spiration der Blätter bei niedriger Temperatur und feuchter Luft stark
mindert ist, während die Wurzeln in warmer, feuchter Erde fortfahre
Energie Wasser aufzunehmen, letzteres mit Gewalt in die Blätter hina
presst werden, um, wenn die nöthigen Einrichtungen an diesen vorh

orm von Tropfen auszuquellen. Hier haben wir also Austritt flüs-
ssers aus der lebenden und unverletzten Pflanze. Sehr leicht
rscheinung zu beobachten,
ın jüngere Pflanzen von
is oder anderen Gräsern,
ıarten und viele andere in
ɔfen kultivirt hat, die Töpfe
)⁰ oder 25⁰ erwärmt und
ɜrdecken mit einer großen
ɜ die Blätter vor zu starker
tion schützt.[6]) Nach eini-
len, zuweilen schon nach
Minuten erscheinen dann
ımten Stellen der Blatt-
ıd Blattränder, zumal an den
lerselben, Wassertropfen,
ıch und nach an Größe zu-
und schließlich abfallen,
ɜue Tropfen sich bilden.
ɔonders reichlich treten
ıssertropfen an den Blatt-
ıncher Aroideen, z. B. der
antiquorum und Calla
ı hervor. Im natürlichen
Dinge im Freien ist die
sscheidung an den Blättern
beobachten, wenn nach

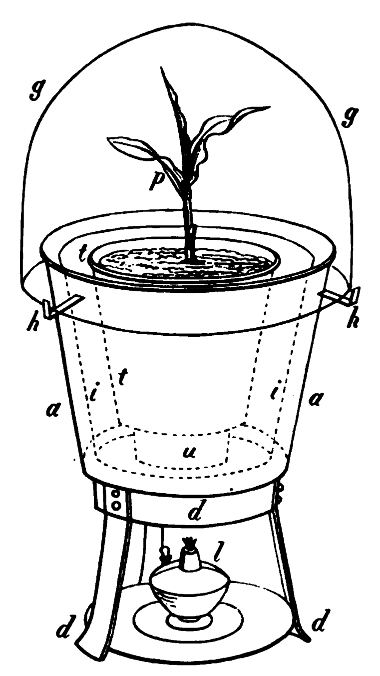


Fig. 215. Auf dem Dreifuß *d d* mit der Lampe *l* steht das doppelwandige Gefäß *i a*, zwischen dessen beiden Zinkwänden sich Wasser befindet. Auf einer Unterlage *i i* steht der Blumentopf *t* mit der Pflanze *p*, bedeckt von der Glasglocke *g g*, welche auf den Haken *h h* ruht.

ßen Tage mit Sonnenuntergang die Luft sich abkühlt und feuch-
während der Boden noch seine Tageswärme behält und zu kräf-
ung die Wurzeln anregt. Man kann dann direkt zusehen, wie
ıttrándern der Kartoffelpflanzen, Gräser, Alchemillen und vieler
ie Wassertropfen hervorquellen. Ein großer Theil des Wassers,
ıan früh Morgens in Form großer Tropfen an den Blatträndern
·Wiesen- und Gartenpflanzen vorfindet und gewöhnlich für Thau-
lt, ist vielmehr von den Pflanzen selbst ausgeschiedenes Wasser.
ɜs in der That der Wurzeldruck ist, der das Wasser mit Gewalt
ter presst und an geeigneten Stellen in Form von Tropfen hinaus-
ınn dadurch bewiesen werden, dass man abgeschnittene Zweige,
Fig. 216, auf dem kürzeren Schenkel eines weiten Glasrohres be-
der Querschnitt der Sprossaxe in Wasser taucht, welches durch
nes Quecksilber in den Spross eingepresst wird. Es genügt ge-
in Quecksilberdruck von 10—20 Centimeter Höhe, um nach 10 Mi-
ɜr oder mehreren Stunden zu beliebiger Tageszeit, wenn die Blät-

ter vor starker Verdunstung geschützt sind, die Wassertropfen ar erscheinen zu sehen und bei Zweigen von Alchemilla alpina, der g lichen Weinrebe u. a. gelang es mir, die Tropfenausscheidung au Weise 8—10 Tage hindurch fortzusetzen, so dass einige hundert centimeter Wasser abtropften das eingepresste Wasser dur Holzkörper in die Blätter g kann durch Wegnahme eines R ringes an der Sprossaxe ersi gemacht werden.



Fig. 216. Diese schon p. 292 erklärte Vorrichtung kann zur Tropfenausscheidung an Blättern durch Einpressen des Wassers am Querschnitt benutzt werden.

Gewöhnlich sind es bes organisirte Stellen der Blätt denen die Tropfen erschein sogenannte Wasserspalten (vg lesung VIII p. 142); in andere len jedoch gewöhnliche Spalt gen und zuweilen, bei Gräsen bloße Risse in der Epidermi endlich sogar, wie MOLL hat [7]), solche Stellen der Blatt oder selbst der Blattfläche denen besondere Austrittsöffn überhaupt nicht zu erkennen Durch Wasserspalten treten die Tropfen aus z. B. bei Aroideen, F Tropaeolum, Helleborus niger, Primula sinensis u. a., wo die Wasse gewöhnlich am Blattrande, besonders an der Oberseite der Zahnspit einigen oder vielen vorhanden sind, doch kann bei manchen Pflanze MOLL, wie bei Platanus, Ulmus, Vitis, auch wenn sie auf der Oberse Blattzähne Wasserspalten besitzen, dennoch auf der Unterseite de die Tropfenausscheidung stattfinden. Bei Cestrum roseum, Datura u. er sogar Tropfenausscheidungen an solchen Stellen, wo gar keine Spalt gen vorhanden waren. Im Allgemeinen sind nach MOLL jüngere Blätte neter zur Tropfenausscheidung als ältere, bei denen die Austritts nicht selten unwegsam werden. Wird in solchen Fällen Wasser Sprossaxen eingepresst, so dringt dieses in die Intercellularräume de parenchyms ein und erfüllt dieselben, die Blätter werden injicirt, ob durch jedoch direkt beschädigt zu werden, sie bleiben, wenn durch spiration das Injektionswasser aus den Intercellularräumen verschw ist, lebendig. Eine besondere Anpassung an diese Vorgänge findet s den genannten Aroideenblättern, wo den Rändern derselben folgend gleitung der Gefäßbündel besondere weite Kanäle vorhanden sind, das Wasser bis zu den an der Blattspitze befindlichen, außerord großen Wasserspalten hinführen, aus denen in der Nacht bis zu 85

ler Minute ausgeschieden werden sollen, und ein Beobachter sammelte ır 22,6 Gramm ausgetropftes Wasser in einer Nacht von Colocasia antorum, und nach einer Angabe von MUSSET sollen die ausgepressten sertropfen sogar einige Centimeter weit fortgeschleudert werden.

Ob und welche günstige Bedeutung die Tropfenausscheidungen für die ızen haben, ist bis jetzt nicht bekannt, obwohl bei der großen Allgemein- dieser Erscheinungen ihnen eine günstige Rolle im Haushalt der Pflanzen n abzusprechen sein wird. Auch dieses Wasser ist natürlich nicht es Wasser, es enthält vielmehr Spuren der von den Pflanzen aufgenomen Salze und gelegentlich auch organische Substanzen. Bei rascher lunstung der ausgeschiedenen Tropfen können diese Stoffe als feste e zurückbleiben und auf diese Weise erklären sich die Kalkschuppen en Blatträndern vieler Saxifragaarten, die aber, da sie bei den meisten ren Pflanzen nicht vorkommen, zeigen, dass hier besondere Organinsverhältnisse mitwirken. [8])

Schon in früheren Vorlesungen habe ich wiederholt darauf hingewiesen, Organisationsverhältnisse und Lebenserscheinungen hoch organisirter ızen, welche aus difızirten Gewebemassen ehen, gewöhnlich auch ganz einfach organisir- Pflanzen, die nicht ein- Zelltheilungen wähl ihres Wachsthums eren, also bei den Coeısten, wiederzufinden . So beobachtet man ı die Tropfenausscheig an den Sporangienern der Mucorarten er den Pilzen. Diese nzen bestehen, wie gezeigt wurde, aus ielfach verzweigten läuchen, ihr Wurzelil (Mycelium *m*) verītet sich in dem ernähden Substrat, während tere Schläuche aufıt über dasselbe in die hineinwachsen und

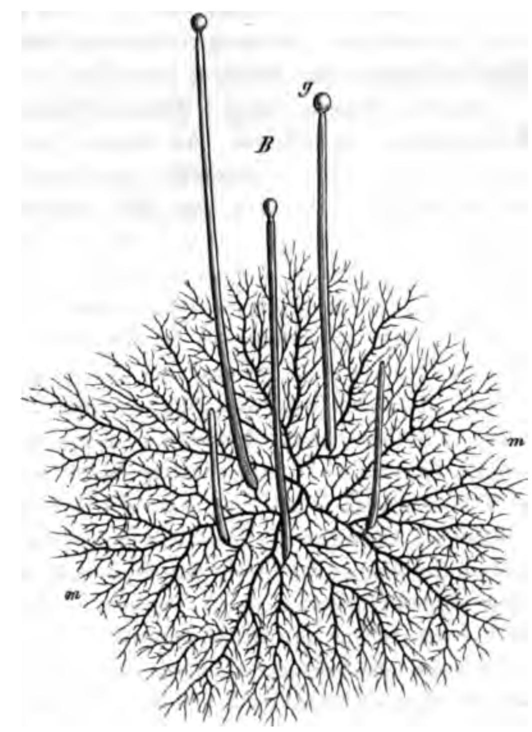


Fig. 217. Phycomyces nitens.

ihrem Ende die Sporangien (*g*) bilden. An diesen Fruchtträgern treten , wenn sie einige Centimeter hoch geworden sind, sehr zahlreiche

kleine Wassertropfen hervor, welche offenbar aus der geschlossenen Ha
hinausgepresst werden; die dazu nöthige Druckkraft wird aber offenb
durch die endosmotische Saugung der Wurzeln im Substrat geliefert u
wir haben hier somit den einfachst denkbaren Fall von Wurzeldruck,
die ganze Pflanze aus einem einzigen, nicht einmal durch Querwände abg
theilten Schlauch besteht: es sind also die im Substrat verbreiteten The
des Schlauches, welche das Wasser aufsaugen, während es an den über d
Substrat hinausragenden in Form von Tropfen wieder ausgepresst wir
Daraus aber folgt, dass die aufsaugenden Wurzelschläuche einen höhere
Filtrationswiderstand darbieten müssen, als die Wandungen der Frucht
träger, und wir haben somit hier einen Fall, auf den sich meine oben an-
geführte Theorie für das Zustandekommen des Wurzeldruckes berufen kann
Übrigens können auch andere Pilze, welche aus gewöhnlichen, gegliederte
Zellenfäden bestehen, Wasser an ihren über das Substrat hervorgetretene
Fruchtträgern ausscheiden; dies geschieht z. B. bei dem gemeinsten alle
Schimmelpilze, den Penicillium glaucum, wenn es in Form von dichte
Häuten auf der Oberfläche einer Nahrungsflüssigkeit fruktificirt: dann sam-
meln sich zahlreiche Flüssigkeitstropfen auf der Oberseite der Pilzhaut, und
von einer ähnlichen Wasserausscheidung hat offenbar der so überaus schäd-
liche Hausschwamm (Merulius lacrymans) seinen Namen erhalten.

Zu den Ausscheidungen flüssigen Wassers sind auch die sogenannten
Nektartropfen zu rechnen. Im Grunde vieler Blüthen, an der Basis der
Blumenblätter oder Staubgefäße oder besonderer dem Blüthenboden an-
gehöriger Wülste werden zur Zeit der Bestäubung zuckerhaltige Säfte
ausgeschieden, welche von den Bienen aufgesammelt zur Honigbildung
dienen. Diese Säfte werden in der Botanik als Nektar bezeichnet. Doch
kommen auch an anderen Pflanzentheilen ähnliche Organe, Nektarien,
vor, z. B. auf der Unterseite in der Nähe der Basis der Blattlamina von
Prunus laurocerasus, rechts und links am Blattstiel von Prunus avium
u. s. w., auch an den Nebenblättern der gemeinen Feldbohne Vicia Faba.
Diese Nektarien nun scheiden, wenn die betreffenden Pflanzentheile
kräftig turgesciren, zuckerhaltige Säfte aus; ganz besonders schön und
zu Untersuchungen geeignet sind die betreffenden Einrichtungen bei der
bekannten Kaiserkrone (Fritillaria imperialis), wo aus runden, etwas ver-
tieften Stellen an der Basis der Blumenblätter große, klare Nektartropfen
ausgeschieden werden, die, wenn man sie abschüttelt, sich wieder ersetzen,
auch dann, wenn der Blüthenspross abgeschnitten und in Wasser gestellt
ist, woraus also hervorgeht, dass es in diesem Falle des Wurzeldruckes nicht
bedarf, dass vielmehr in der Nähe des Nektariums Gewebemassen vorhan-
den sind, aus denen das Wasser sammt dem Zuckergehalt ausgeschieden
wird — eine Thatsache, die auch bei anderen Blüthen zu beobachten ist
Nach Untersuchungen Wilsons unterbleibt die Erneuerung der Tropfen
wenn man die Außenfläche der Nektarien mit Wasser abwäscht; sie komm

aber wieder zum Vorschein, wenn man ein sehr kleines Stückchen Zucker auf die Oberfläche des gewaschenen Nektariums legt. Offenbar wirkt dann die Anziehung des Zuckers auf das im Nektariumgewebe enthaltene Wasser exosmotisch ein und man kann mit WILSON wohl annehmen, dass auch im normalen Zustand der Nektarien die bereits ausgeschiedene Zuckerlösung exosmotisch auf den Zellsaft des Nektariums einwirkt, wenn nämlich der bereits ausgeschiedene Saft durch Verdunstung concentrirter wird, als die Zuckerlösung im Gewebe des Nektariums. Die allererste Ausscheidung des Nektars jedoch muss andere Ursachen haben: entweder wie vermuthet wurde [9]), indem die Außenwand der Nektarzellen ähnlich wie bei den Leimzotten der Laubknospen sich in ein lösliches Produkt umwandelt, oder sofern dies nicht der Fall sein sollte, indem durch besondere Einrichtungen des Nektariumgewebes eine dem Wurzeldruck ähnliche Pressung den Saft hinausdrängt.

Anmerkungen zur XVI. Vorlesung.

1) Vgl. hierüber meine Abhandlung: »Quellungserscheinungen an Hölzern«, Bot. Zeitung 1860 pag. 253, wo auch die ältere Literatur gesammelt ist. Die richtige Deutung der dort von mir beschriebenen Erscheinungen findet man in meiner Abhandlung: »Über die Porosität des Holzes« in den »Arbeiten des bot. Inst. in Wzbg.« Bd. II. pag. 291.

2) Über die außerordentliche Leichtigkeit der Filtration reinen Wassers durch frisches Holz ist in der letztgenannten Abhandlung ebenfalls das Weitere zu finden.

3) Meine Ansicht, dass die Holzzellen und Gefäße unter Umständen luftleer sein können, habe ich schon in den »Arbeiten des bot. Inst. in Wzbg« 1879, II, pag. 324 begründet. Hier möchte ich nur das Eine hinzufügen: wenn mit dem Absterben und Verschwinden des Protoplasmas aus Holzzellen und Gefäßröhren der in ihren Hohlräumen enthaltene wässerige Saft mit der verholzten Wandung unmittelbar in Berührung kommt, so unterliegt er der Imbibition, welche das System der benachbarten Holzzellwände auf ihn ausübt: das in den eben ausgebildeten Holzzellen und Gefäßen enthaltene Wasser wird ein Bestandtheil des aufsteigenden Transpirationsstromes und mit diesem fortgeführt. Die hierbei wirkende Imbibitionskraft der Holzzellwände ist aber, wie wir schon wissen, von ganz ungeheurer Größe und jedenfalls im Stande, das Wasser aus den frischen Holzzellen und Gefäßen mit solcher Gewalt an sich zu ziehen, dass diese dabei völlig leer werden. Nur ein der Temperatur entsprechender Dampfdruck bleibt zunächst in den Hohlräumen derselben übrig. Wenn die Beobachtungen ergeben, dass in den Hohlräumen des Holzes Luft, wenn auch sehr verdünnte, enthalten ist, so muss diese durch langsame Diffusion von außen her eingedrungen sein.

4) Über das Thränen der Wurzelstöcke findet man die ältere Literatur zusammengestellt und zugleich die Thatsachen, aus denen sich unsere neuere Ansicht über die Mechanik dieses Vorganges nach und nach entwickelt hat, in folgenden Abhandlungen: HOFMEISTER, »Über Spannung, Ausflussmenge und Ausflussgeschwindigkeit von Säften lebender Pflanzen«, Flora 1862, pag. 97 ff. — SACHS, »Experimental-Physiologie«, 1865, VII. Abhandlung. — Die Basis für das Verständniss sowohl der Transpirationsströmung wie für die Ausscheidungen flüssigen Wassers habe

ich in meiner vielfach citirten Abhandlung: »Über die Porosität des Holze
1879 im II. Bande der »Arbeiten des bot. Inst.« gewonnen. Die Unklarheit, wel
in PFEFFERS »Pflanzenphysiologie« 1881 in dem Abschnitt »Die Wasserbewegung in
Pflanze« herrscht, hätte vermieden werden können, wenn der Verfasser diese Abha
lung hinreichend beachtet hätte.

Was speciell meine Beobachtungen an der genannten Kartoffelpflanze betrifft,
finden sich dieselben tabellarisch auf pag. 210 meiner »Experimental-Physiologie«.

5) Dass durch die Transpiration weit mehr Wasser verbraucht wird, als der W
zeldruck in gleicher Zeit zu liefern im Stande ist, darüber geben neben älteren Be
achtungen Anderer meine durch HUGO DE VRIES publicirten Angaben in den »Arbei
des bot Inst.« Bd. I. pag. 288 ausführlichere Auskunft.

6) Über die Tropfenausscheidung aus Blättern habe ich alles Wesentliche, bish
Bekannte in meiner »Experimental-Physiologie« pag. 237 zusammengestellt, auch sch
die Ausscheidung des Nektars mit in Betracht gezogen.

7) Das Phänomen der Tropfenausscheidung an den Blättern abgeschnittener Spros
durch Einpressen von Wasser von unten her habe ich schon seit dem Jahre 1869
meinen Vorlesungen demonstrirt, auch in meinem Lehrbuch gelegentlich darüber be
richtet. — Ausführlichere Untersuchungen über diesen Gegenstand hat MOLL 1880 in d
»Bot. Zeitung« pag. 49 und in »Mittheilungen der kgl. Akademie der Wiss. in Holland
Amsterdam, II. Reihe, Theil 15 publicirt.

8) Über die erwähnten Kalkschüppchen an Blättern vgl. DE BARY's: »Vergleichend
Anatomie der Vegetationsorgane« 1877, pag. 57.

9) Betreffs der Mechanik der Nektarausscheidung ist: »The Cause of the Excretio
of Water on the Surface of Nectaries«. By Dr. W. P. WILSON. From Cambridge, Massa
chusettes U. S. A. zu vergleichen. Die Sache bedarf jedenfalls weiterer Untersuchung

XVII. Vorlesung.

Die Nährstoffe der Pflanzen.

In meiner »Geschichte der Botanik« habe ich gezeigt[1]), wie an die Lehren des Aristoteles anknüpfend schon Caesalpin im 16. Jahrhundert, noch bevor man irgend welche klare Vorstellung von chemischen Dingen esaß, es versuchte, in den Mechanismus der Ernährung der Pflanzen einen inblick zu gewinnen, wie dann im 17. Jahrhundert van HELMONT den ersten issenschaftlichen Vegetationsversuch, der über die Nahrungsquellen der flanzen Auskunft geben sollte, unternahm. MALPIGHI, der Begründer der anzenanatomie, stellte schon 1671 den Satz auf, dass die eigentlichen Ernährungsorgane der Pflanzen die grünen Blätter sind und dass diese unter ithilfe des Lichts aus der Luft Nahrung aufnehmen; HALES, der Begründer r Mechanik der Saftbewegung (1727), beschäftigte sich viel mit dem Gemken, dass ein großer Theil der Pflanzensubstanz aus gasförmigem Zuand durch Condensation gewonnen werde und mancherlei nutzbare Kenntsse wurden späterhin ganz besonders von DU HAMEL (1758) gesammelt. it der Begründung der modernen wissenschaftlichen Chemie durch LAISIER am Ende des vorigen Jahrhunderts nahm auch sofort die Lehre von r Pflanzenernährung eine festere Gestalt an: INGENHOUSS bewies (1779), ss der massenhafteste Bestandtheil jedes Pflanzenkörpers, der Kohlenoff, aus der atmosphärischen Kohlensäure stammt und kurze Zeit darauf egründete THEODOR DE SAUSSURE nicht nur diese Thatsache für alle Zeiten unmstößlich fest, sondern er war es auch, der zuerst die wahre Bedeutung er von den Wurzeln aus der Erde aufgenommenen Mineralstoffe für die rzeugung der Pflanzensubstanz klar erkannte. Seit dem Erscheinen seines pochemachenden Werkes 1804 bis zum Beginn der vierziger Jahre, wo STUS v. LIEBIG und BOUSSINGAULT die Ernährung der Pflanzen von Neuem im Gegenstand eifrigsten Studiums machten, liegt eine unfruchtbare Zeit, er durch diese Männer angeregt wurde das Studium der Ernährung der anzen in den letzten 40 Jahren mit großem Eifer und bestem Erfolg bebon. Wir dürfen wohl sagen, dass wenige Gebiete der Naturwissen-

schaft sorgfältiger und mit besserem Erfolg kultivirt worden sind als diese
Schon der völlige Umschwung, den die rationelle Land- und Forstwirtl
schaft durch die Begründung der Ernährungstheorie der Pflanzen erfahr
haben, beweist, wieviel auf diesem Gebiet geleistet worden ist. Es wür
weit über den Rahmen dieser Vorlesung hinausreichen, den Inhalt d
hierher gehörigen Literatur auch nur in kurzem Auszug wiedergeben z
wollen. Das bedeutendste Resultat der genannten Entwicklung der Ernäh
rungslehre tritt uns aber in voller Klarheit entgegen, wenn die Thatsach
constatirt wird, dass wir gegenwärtig im Stande sind, Pflanzen künstlich z
ernähren, dass wir mit chemisch reinem Wasser, dem wir einige wenige
chemisch reine Salze zusetzen, in der Lage sind, ebensowohl hochentwickelte Pflanzen wie die einfachst gebauten Algen (und mutatis mutandis auch Pilze) künstlich zu ernähren, zu bewirken, dass aus unscheinbaren, oft kaum wägbaren Quantitäten von Pflanzensubstanz beliebig große Mengen derselben auf diese Weise erzeugt werden.

Bei so günstigem Stand der Dinge halte ich es für das einfachste und lehrreichste Verfahren, die Hauptsätze der Ernährungstheorie der Pflanzen, soweit sie die Frage nach den Nährstoffen betreffen, an die Beschreibung eines künstlichen Ernährungsversuches mit einer hochorganisirten Pflanze anzuknüpfen; ich denke, dass auf diesem Wege das Wesentliche und Wichtige klarer einleuchtet, als bei irgend einer anderen Methode der Darstellung. Im Jahre 1860 veröffentlichte ich die Resultate von Untersuchungen, welche den Beweis lieferten, dass man Landpflanzen auch ohne Mithilfe der Erde ihre Nährstoffe aus wässerigen Lösungen aufnehmen lassen kann und dass es auf diese Weise gelingt, nicht nur, wie man schon früher längst wusste, Pflanzen längere Zeit am Leben und in Wachsthum zu erhalten, sondern auch eine namhafte Vermehrung ihrer organischen Substanz und sogar die Erzeugung keimfähiger Samen zu erzielen.[2]) Anfangs vielfach bestritten ist diese Methode künstlicher Ernährung der Pflanzen in den letzten 20 Jahren von verschiedenen Experimentatoren mehr und mehr ausgebildet und vervollkommnet worden, so dass sie gegenwärtig eines der wichtigsten Hilfsmittel für das Studium der verschiedenen Ernährungsfragen darbietet. Die Beschreibung der Art und Weise, wie ein solches Experiment angestellt wird und verläuft, giebt an und für sich schon ein klares Bild der wesentlichsten Ernährungsvorgänge einer hochorganisirten Pflanze.

Wir wollen annehmen, dass wir es mit der Gartenbohne (Phaseolus) oder der Feldbohne (Vicia Faba) oder dem Mais (Zea Mais) oder dem Buchweizen (Polygonum fagopyrum) zu thun haben, Pflanzen, mit denen die größte Zahl derartiger Versuche bisher angestellt wurde, obwohl auch andere z. B. der Kohl (Brassica), die Rosskastanie u. s. w. sich dazu eignen.

Man lässt die Samen dieser Pflanzen am besten in einem mit gut gewaschenen, feuchten Sägespänen gefüllten Kasten keimen, bis die Keimwurzel mehrere Centimeter lang geworden ist. Nachdem man die Keim-

pflanzen sorgfältig herausgenommen und abgewaschen hat, befestigt man ie in einem durchlöcherten Kork K wie in Figur 218, so, dass allein die Vurzel in das Wasser N des Kulturefäßes eintaucht; es ist nur darauf u achten, dass auch die mit Reervestoffen angefüllten Theile des amens S, je nach Umständen das ndosperm oder die dicken Cotylenen hinreichend feucht bleiben, ne jedoch in das Wasser einzuuchen. Den so hergerichteten Aprat stellt man an ein sonniges enster oder in ein geeignetes Geächshaus, sorgt aber dafür, dass ie im Wasser befindliche Wurzel inreichend verdunkelt ist, was am esten dadurch erzielt wird, dass an das Glasgefäß in einen Hohlylinder von Pappdeckel stellt. Diese orsicht ist weniger deshalb nöthig, eil die Wurzeln von dem Licht beädigt werden könnten, als vielehr, zu vermeiden, dass grüne lgen in dem Wasser und auf den Vurzeloberflächen sich einnisten.

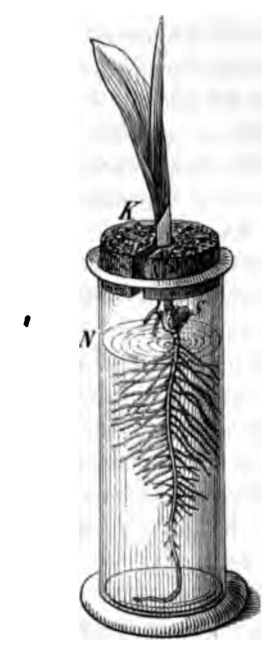


Fig. 218. Einrichtung einer Kultur in Nährstofflösung.

Ich nehme an, wir hätten die Kulturgefäße zunächst mit reinem, lestillirtem Wasser angefüllt, so würden unsere Keimpflanzen anfangs lennoch kräftig und gesund fortwachsen, und wenn es sich um große Samenkörner von Bohnen oder Mais handelt, 3—4 normale, große Blätter in der Luft und einige Dutzende von Nebenwurzeln im Wasser erzeugen. Diese Organe entstehen und wachsen mit Hilfe der Stoffe, welche schon im Samen vorhanden waren, der sogenannten Reservestoffe. Bald jedoch tritt der Moment ein, wo diese Stoffe aus ihren Behältern verschwunden und völlig verbraucht sind: man findet dann in dem Endosperm des Maissamens, in den dicken Cotyledonen der Bohne nichts mehr vor von der früher massenhaft vorhandenen Stärke und den Eiweißstoffen, welche in diesen Fällen vorwiegend das reservirte Nahrungsmaterial für die ersten Keimungszustände darstellen. Eine mikroskopische Untersuchung würde ergeben, dass auch in den Wurzeln, Sprossaxen und Blättern die Vorräthe an organischen Baustoffen erschöpft sind. Bis hierher also hat die bloße Aufnahme von Wasser durch die Wurzeln genügt, um auf Kosten der im Samen angehäuften organischen Substanz eine Anzahl neuer Pflanzenorgane zu bilden. Auch enthielt der Same ein Quantum mineralischer Stoffe — Verbindungen

von Kalium, Magnesium, Calcium, Eisen, Phosphor und Schwefel. Bleiben nun die Pflanzen mit ihren Wurzeln in destillirtem Wasser stehen, so halten sie zwar noch längere Zeit aus, ohne jedoch erheblich zu wachsen und schließlich verkümmern sie.

Hat man nun mehrere Keimpflanzen derselben Art z. B. des Mais oder der Bohne bis hierher wachsen lassen, so können wir eine oder einige dieser Individuen zu dem entscheidenden Versuch benutzen: wir ersetzen (was freilich besser schon vorher geschieht) das destillirte Wasser durch eine Auflösung verschiedener Salze, die uns durch eine lange Reihe von früheren Experimenten und Erwägungen bekannt geworden sind. Das Einfachste ist, die Salzlösung, die wir unseren Pflanzen darbieten wollen, hier sogleich tabellarisch vorzuführen; ich nenne dabei die Quantitäten, so wie ich sie gewöhnlich bei Wasserkulturen zu benutzen pflege, mit dem Bemerken jedoch, dass bezüglich der Quantitäten der einzelnen Salze und der Gesammtconcentration der Lösung ein ziemlich weiter Spielraum gestattet ist; es kommt nicht darauf an, ob man von dem einen oder anderen Salze etwas mehr oder weniger nimmt, wenn sich nur das Nahrungsgemenge nach Qualität und Quantität in gewissen Grenzen hält, welche durch die Erfahrung festgestellt sind. Ein brauchbares Lösungsgemenge würde also folgendes sein:

Wasser	1000	Cubikctm.
Salpetersaures Kali	1	Gramm
Chlornatrium (Kochsalz)	0,5	„
Schwefelsaurer Kalk (Gyps)	0,5	„
Schwefelsaures Magnesium	0,5	„
Gewöhnlicher phosphorsaurer Kalk (fein pulverisirt)	0,5	„

Das zuletzt genannte Kalkphosphat ist im Lösungsgemenge nur spurweise löslich und bildet während der Versuchszeit einen Bodensatz in der Flüssigkeit.

Der Erfolg dieses Verfahrens macht sich nun schon nach wenigen Tagen darin geltend, dass die Pflanzen im Gegensatz zu denen, deren Wurzeln in reinem Wasser geblieben sind, ein kräftigeres Aussehen gewinnen, dass aus ihren Wurzeln neue Nebenwurzeln, aus ihren Knospen neue Blätter hervorwachsen. Nach einiger Zeit jedoch, wenn das dritte oder vierte Blatt unserer Versuchspflanzen sich entfaltet, zeigt sich eine Krankheit: die von jetzt ab zur Entfaltung kommenden neuen Blätter bleiben völlig weiß, erzeugen also kein Chlorophyll und die mikroskopische Untersuchung zeigt, wie für ähnliche Fälle Gris zuerst erkannte, dass überhaupt keine Chlorophyllkörner in dem Protoplasma solch farbloser Blätter vorhanden sind. Das ist nun ein Beweis, dass unserem Nährstoffgemenge noch etwas gefehlt hat; aus den älteren Beobachtungen von Gris wissen wir nun, dass die Erkrankung an unseren Pflanzen, die sogenannte Chlorose, von Eisenmangel herrührt.[3]). Unser Experiment hat uns also zugleich gelehrt, wie man diese

er Vegetation im freien Land z. B. an Robinien, Rosskastanien
n Pflanzen nicht selten vorkommende Krankheit künstlich her-
nn. Aber auch die Heilung dieser Krankheit gelingt sofort: es
las Wasser, welches die Wurzeln aufnehmen, ein äußerst kleines
ines löslichen Eisensalzes einzuführen, z. B. einige Tropfen der
. Eisenchlorid oder schwefelsaurem Eisenoxydul, um schon nach
ı oder je nach Umständen nach 3—4 Tagen die vorher völlig
tter der Bohne oder des Mais ergrünen zu sehen; nach mehreren
sie völlig normal grün. Die Wirkung des Eisens auf die Chlo-
ung kann aber noch einfacher constatirt werden: streicht man
Pinsel eine sehr verdünnte Lösung eines Eisensalzes auf die
eines chlorotischen Blattes, so beginnt die Chlorophyllbildung
Tagen an dieser Stelle im Blatt und pflanzt sich von dort aus
end fort; es mag bei dieser Gelegenheit erwähnt werden, dass
ılakazien mit völlig chlorotischer Blattkrone Bohrlöcher im Stamm
in diese Trichter einsetzte, welche mit Eisenlösungen gefüllt
ie von dem Bohrloch durch das Holz in die Blätter des nächsten
ufgeführte Eisenlösung bewirkte nach wenigen Tagen vollstän-
inen der Blätter dieses Astes, während die übrigen chlorotisch
)iese Erfahrungen beweisen offenbar, dass zur Ausbildung des
ls Eisen nöthig ist, aber nicht, ob das Eisen einen Bestandtheil
ı Farbstoffes selbst bildet; möglich, dass letzteres nach neueren
irklich der Fall ist. Hervorgehoben muss noch werden, dass es
mmer um äußerst geringe Eisenmengen handelt: einige Milli-
nes löslichen Eisensalzes auf ein Liter der Nahrungsflüssigkeit
ıllkommen, um die Chlorose der Versuchspflanzen zu beseitigen
e Eisenzusätze wirken sowohl auf die Wurzeln wie auf die Blät-
. Zugleich lehrt aber der Verlauf unseres Vegetationsversuches,
eidend für das gesammte Leben der Pflanzen diese kleinen Eisen-
nd; denn bleiben sie der Pflanze entzogen, so verderben nach
t die weißen chlorotischen Blätter, die geringe Ernährung durch
2—3 grünen Blätter der Pflanze reicht nicht hin, ein irgend er-
Vachsthum zu bewirken und schließlich geht die mit einer eisen-
rstofflösung ernährte Pflanze zu Grunde, weil sie eben nicht im
das eigentliche Assimilationsorgan, die Chlorophyllkörner, in den
zu bilden; wenn diese aber fehlen, so ist die Pflanze auch nicht
organische Stoffe zu erzeugen.

durchaus nicht nöthig, ja nicht einmal günstig, die Wurzeln der
lanzen fortwährend in der durch Eisenzusatz ergänzten Nähr-
verweilen zu lassen; vielmehr zeigt die Erfahrung, dass die
ırtrefflich gedeihen, wenn man ihre Wurzeln ab und zu auf einige
nes Wasser setzt oder noch besser, in eine fast gesättigte Gyps-
e in der Nährstofflösung gewöhnlich nicht ganz gesunden Wur-

zeln wachsen dann kräftig weiter, es bilden sich zahlreiche neue Nebenwurzeln, und wenn dies geschehen ist, setzt man die Pflanze wieder in eine neue Nährstofflösung. Man kann auch so verfahren, dass überhaupt nicht alle in der obigen Tabelle angegebenen Salze gleichzeitig den Wurzeln dargeboten werden; man kann die Salze in zwei bis drei fraktionirte Lösungen vertheilen und die Pflanze abwechselnd die eine oder andere derselben aufnehmen lassen; auch dann erhält man eine kräftige Vegetation und die ersten gelungenen Ernährungsversuche habe ich sogar auf diese Art gemacht.

Werden nun die Pflanzen in der beschriebenen Weise gepflegt, so entwickeln sich beständig neue Blätter und Wurzeln, nach sechs bis acht Wochen kommen Blüthen zum Vorschein und man hat nur für die Bestäubung der weiblichen Befruchtungsorgane zu sorgen, um Fruchtansatz zu erzielen. Meist genügt es, die Versuchspflanzen vor dem Fenster oder hinter dem geöffneten Fenster während der Blüthezeit stehen zu lassen: die Insekten besorgen dann in gewohnter Weise die Übertragung des Blüthenstaubes aus den Antheren auf die Narben; der Fruchtknoten schwillt dann an und nach einigen Wochen hat man eine mehr oder minder große Zahl von Früchten, in denen keimfähige Samen enthalten sind. Bei dem Mais erhielt ich auf diese Weise nicht selten Fruchtkolben mit mehr als 100 keimfähigen Körnern, bei den Bohnen 6—10 Hülsen mit 12—20 reifen Samen. Rechnet man zum Gewicht dieser Samenkörner noch die organische Substanz der bei unserer Wasserkultur entstandenen Sprosse, Blätter und Wurzeln, so zeigt sich, dass die organische Substanz im Vergleich mit der des Samenkorns, aus welchem sich die Versuchspflanze entwickelt hat, das vielfache bis dreihundertfache und mehr betragen kann.

Wir haben also durch künstliche Ernährung eine Pflanze entstehen lassen, die ihre gesammte Entwicklung durchlaufen hat und deren Samenkörner wir im Stande sind, zu einem zweiten derartigen Experiment zu benutzen.

Aus diesem Ergebniss folgt aber offenbar, dass die Stoffe, welche wir der Pflanze zur Verfügung gestellt haben, vollkommen ausreichen, den gesammten Ernährungsprocess stattfinden zu lassen, und jeder andere Zusatz von Stoffen wäre vollkommen überflüssig. Dabei ist sogar zu erwähnen, dass das in unserer Tabelle mit aufgeführte Kochsalz oder eine andere Chlorverbindung auch weggelassen werden könnte, denn zahlreiche Ernährungsversuche haben gezeigt, dass sowohl das Natrium wie das Chlor für die Ernährung im strengeren Sinne überflüssig ist, dagegen ist die Gegenwart des Kochsalzes oder eines anderen Chlorids insofern von Nutzen, als dadurch das Alkalischwerden[4]) der Nährstofflösung vermieden werden kann, denn durch die Aufsaugung der Wurzeln wird die chemische Zusammensetzung der Nährstofflösung mit der Zeit mehr und mehr verändert, was man allerdings auch dadurch vermeiden kann, dass man die gesammte Nährstofflösung je nach 3—4 Tagen vollständig erneut.

Bei dieser Gelegenheit mag noch bemerkt sein, dass die Wurzeln, wie an es genannt hat, eine Art Wahlvermögen, wenn auch nicht in qualitiver, so doch in quantitativer Hinsicht besitzen, d. h. die Wurzeln nehen zwar gelöste Stoffe der verschiedensten Art, selbst schädliche, auf, betzen also nicht die Fähigkeit, solche zurückzuweisen; dagegen zeigte schon ussure und ist durch neuere Untersuchungen bestätigt, dass die Wurzeln e ihnen dargebotenen Nahrungssalze keineswegs in denselben quantitiven Verhältnissen aufsaugen, wie sie in dem Lösungsgemenge vertreten nd. Enthält die Lösung z. B. mehr Kalk als Kali, so kann die Pflanze äter bei der Analyse ihrer Asche mehr Kali als Kalk ergeben u. s. w. iese auf dem quantitativen Wahlvermögen der Pflanze beruhende Thatche macht sich nun bei den tausendfältig ausgeführten Aschenanalysen r verschiedensten Pflanzen[5]), welche im Freien erwachsen sind, geltend: lanzen verschiedener Species dicht neben einander auf demselben Boden ler in demselben Wasser erwachsen, zeigen ganz verschiedene Zusammentzungen ihrer Asche: die einen viel, die anderen wenig Kalkverbindun-n, bei den einen prävalirt das Magnesium und Calcium, bei den anderen s Kalium verglichen mit der Quantität, in welcher diese Stoffe im egetationsboden oder bei Wasserpflanzen im Wasser enthalten sind. Ganz esonders auffallend tritt letzteres bei den Meerespflanzen hervor: während as Meerwasser 3 % Kochsalz und nur sehr kleine Mengen von Kalium-, agnesium- und Calciumsalzen enthält, überwiegen diese letzteren dennoch n der Asche dieser Pflanzen, welche verhältnissmäßig nur wenig von dem ochsalz des Meerwassers enthält. Die Pflanzen entnehmen also einem Geenge von Salzen das, was sie brauchen, ohne streng an die Zusammenetzung des Nahrungsgemenges gebunden zu sein; aber auch dies wieder indet nicht etwa genau in dem Sinne statt, dass sie nur und ausschließlich oviel von jedem Stoffe aufnehmen als zur Ernährung durchaus nöthig ist; lenn in der Asche der Pflanzen derselben Species findet man mehr oder veniger Kalium, Calcium, Magnesium, Phosphorsäure oder Schwefelsäure, e nachdem sie auf diesem oder jenem Boden gewachsen sind; die Aschenusammensetzung einer Pflanzenart ist also keine specifisch constante, sonlern wenigstens zum Theil von dem Boden oder der Zusammensetzung des Wassers abhängig. Am wenigsten variabel in dieser Beziehung sind allerlings die Früchte und Samenkörner; in diesen sammelt sich nur das der Keimpflanze specifisch nöthige Material an, während in den Sprossen und Wurzeln auch überflüssige Stoffe beherbergt werden können.

Nun bleibt aber noch die Frage zu beantworten, ob denn überhaupt lle die Salze, welche wir unserer Nährstofflösung zugesetzt haben, auch irklich für die Pflanze nöthig sind. Es war salpetersaures Kalium, schwesaures Calcium und Magnesium und phosphorsaures Calcium; das Eisenlz haben wir als unentbehrlich ja schon kennen gelernt und das Chlortrium nur in seiner nebensächlichen Bedeutung erkannt. Die aufgewor-

fene Frage lässt sich nun zunächst dahin besser präcisiren, dass wir nic die genannten Salze als solche, sondern die in ihnen enthaltenen Elemen als das Wesentlichste betrachten. Wie die zahlreichen Vegetationsversucl in dieser Richtung zeigen, kommt es nur darauf an, dass in dem Nahrung gemenge die Elementarstoffe Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen, Phosph Schwefel in geeigneten neutralen Sauerstoffverbindungen enthalten sin Aus Gründen jedoch, deren Erörterung hier zu weitläufig sein würde, wä man am besten die in unserer Tabelle angegebenen Salze und es ist z gleich gewiss, dass sowohl die Landpflanzen wie die Wasserpflanzen ga gewöhnlich gerade diese Salze in ihrer Umgebung vorfinden und aufnel men, denn salpetersaures Kalium, Gyps, schwefelsaure Magnesia, phospho saurer Kalk und irgend eine Eisenverbindung finden sich in jedem Veg tationsboden, im Fluss-, Quell- und Meerwasser vor und werden unzweife haft von den Pflanzen benutzt.

Die bloße chemische Analyse, durch welche die Gegenwart der Stoff in den Pflanzen nachgewiesen wird, würde allein für sich keineswe genügende Auskunft darüber geben, ob alle die von der Analyse nachg wiesenen Stoffe für die Ernährung der Pflanze wirklich nothwendig sin In der That hat man außer den genannten Elementen noch zahlreiche andere in den Pflanzen gelegentlich aufgefunden, zuweilen sogar in beträchtlicher Menge; ich erwähne nur das Jod in den Meerespflanzen, das Mangan in vielen Landpflanzen, die sehr beträchtlichen Quantitäten Zink in Pflanzen, welche auf Galmeihalden wachsen, an anderen Orten aber auch ohne Zink ebensogut gedeihen. Zu den gewöhnlichsten Vorkommnissen dieser Art gehört aber die Anhäufung von Kieselsäure in den Geweben sehr zahlreicher Pflanzen, obgleich wir es als gewiss betrachten können, dass diese Substanz für die chemischen Processe der Ernährung ebenso wie für die Molekularbewegungen bei dem Wachsthum überflüssig ist. Zu den Pflanzen, in deren Epidermis ganz besonders große Quantitäten von Kieselsäure eingelagert werden, gehören neben den Equiseten und manchen anderen auch die Gräser, unter diesen auch der Mais. Obgleich nun bei derartigen Pflanzen oft die Hälfte der gesammten Asche aus Kieselsäure besteht, gelang es mir doch und später auch anderen Beobachtern Maispflanzen zu kräftiger und voller Entwicklung zu bringen mit Hilfe von Nährstofflösungen, denen gar keine Kieselsäure zugesetzt war[6]); nur aus den Glaswandungen oder aus dem Staub könnten die kleinen, schwer nachweisbaren Spuren von Kieselsäure in diesen Versuchspflanzen herstammen. Wenn sich also zeigt, dass dieser in den Pflanzen außerordentlich verbreitete Stoff für den Ernährungs- und Wachsthumsprocess überflüssig ist, so würde man doch wohl zu weit gehen, ihn auch in jeder anderen Beziehung für überflüssig zu halten. Die Kieselsäure lagert sich gewöhnlich in der Außenwandung der Epidermiszellen der Blätter und Stengel, also der transpirirenden Organe, ab, sie wird mit dem Nahrungswasser dorthin geführt und beibt bei der

Verdunstung desselben in der äußeren Zellwand zurück; durch Verbrennung derselben besonders unter Zusatz von Schwefelsäure auf einem Platinblech gewinnt man die Kieselsäure in Form von sogenannten Skeleten, d. h. dünnen Blättchen, welche mit großer Genauigket die gesammte feinere Struktur der Epidermiswände ganz besonders aber der Haare noch besitzen. Die Form dieser Skelete zeigt, dass die Kieselsäuremoleküle sich in den Zellwandungen zwischen die Moleküle oder Micellen des Zellstoffs regelmäßig eingelagert haben, doch können auch die Wände von Gefäßen, Holzzellen und Parenchymzellen in alten Blättern z. B. von Eichen, Buchen im Herbst schöne Kieselskelete liefern. Zu den merkwürdigsten Vorkommnissen dieser Art gehört die Einlagerung der Kieselsäure in die Zellwände der einzelligen Algen aus der Abtheilung der Diatomeen, aus deren Kieselskeleten z. B. der bekannte Kieselguhr von Bilin in Böhmen besteht. Es ist kaum wahrscheinlich, dass diese Algen in einem kieselfreien Medium überhaupt gedeihen könnten, und ob die kieselsäurereichen Equiseten und Gräser auf die Dauer sich erhalten würden, wenn ihnen jede Kieselzufuhr abgeschnitten wäre, ist mehr als fraglich, wenn auch feststeht, dass dieser Stoff für den Ernährungsprocess und das Wachsthum überflüssig ist und ganz gewiss die äußerst feinen Kieselmassen in der Epidermis dieser Pflanzen zur Biegungsfestigkeit der Halme und Blätter so gut wie nichts beitragen. Die ziemlich gedankenlose Annahme, dass die Festigkeit der Getreidehalme wesentlich durch ihren Kieselsäuregehalt erhöht werde, hatte die Landwirthe in den fünfziger Jahren veranlasst, ihre Weizenäcker mit kostspieligen Kieselsäurepräparaten zu düngen, in der Hoffnung, dadurch das sogenannte Lagern des Getreides zu verhindern. Man versteht unter dem Lagern das Einknicken der unteren Halmglieder, besonders bei dauerndem Regenwetter, so dass ganze Getreidefelder vor der Reife ihrer Halme sich flach auf die Erde legen. Ich habe in meiner »Experimental-Physiologie« 1865 und schon vorher in meinen Vorträgen das gänzlich Unrichtige dieser Ansicht nachgewiesen und gezeigt, dass das Lagern des Getreides mit der Kieselsäure gar nichts zu thun hat, sondern durch die mangelhafte Verholzung des Steifungsgewebes in den Halmen dadurch hervorgerufen wird, dass dieselben zu dicht beisammen stehen, einander beschatten und so die später zu beschreibende Erkrankung des Etiolement annehmen, weshalb gerade die best ernährten Getreidefelder, deren Pflanzen einander gegenseitig am stärksten beschatten, dem Lagern am meisten ausgesetzt sind. Auch fällt es gegenwärtig wohl keinem Landwirth mehr ein, sein Geld in Form von Kieselsäure seinen Getreideäckern einzuverleiben[7]. — Die physiologische Bedeutung der Verkieselung der Zellwände leuchtet am besten durch die Wahrnehmung ein, dass bei zahlreichen Pflanzen, was z. B. besonders schön bei dem Hopfen, Hanf und bei Kürbispflanzen zu beobachten ist, die Verkieselung der Zellwände in den Haaren, besonders den Stachelhaaren beginnt und von der Basis derselben aus sich

in centrifugaler Richtung auf die umliegenden Epidermiszellen hin ver breitet; dies geschieht aber an bereits ausgewachsenen oder fast ausge wachsenen Stengeln und Blättern.

Wir wissen nun also, dass die in den Pflanzen so gewöhnlich vorkom mende Kieselsäure, wenn sie auch gelegentlich manche Vortheile darbieten mag, doch kein Nahrungsstoff im engeren Sinn des Wortes ist, d. h. am chemischen Prozess der Assimilation und des Stoffwechsels sich nicht be theiligt, wir wissen ferner, dass die kleinen Spuren von Eisensalzen von der hervorragendsten Wichtigkeit für den Ernährungsprocess der gewöhn lichen grünen Pflanzen sind, da ohne sie das eigentliche Ernährungsorgan das Chlorophyll, sich nicht ausbildet. Damit ist aber auch unsere bestimmt Kenntniss von der physiologischen Bedeutung der genannten Nahrungsstoff so ziemlich erschöpft; wir wissen, um es kurz zu sagen, nichts Bestimmte über die Rolle, welche das Kalium, das Calcium, Magnesium und der Phos phor bei der Assimilation und dem Stoffwechsel spielen; betreffs des Schwefels sind wir wenigstens in soweit unterrichtet, dass derselbe einen unentbehrlichen Bestandtheil in der chemischen Zusammensetzung der Eiweißstoffe, also auch für den Aufbau des Protoplasmas bildet. Von den anderen dagegen steht nur soviel fest, dass sie für die Assimilation, d. für die Erzeugung organischer Pflanzensubstanz, absolut unentbehrlich sind, die Vegetationsversuche zeigen nämlich, dass, wenn man aus dem Nahrungs gemenge auch nur eines dieser Elemente, Kalium, Calcium, Magnesium, Phosphor, ausschließt, die Assimilation binnen Kurzem aufhört, die Erzeu- gung organischer Pflanzensubstanz nicht mehr fortschreitet. Die Salze dieser Elemente sind also ganz gewiss an den chemischen Vorgängen betheiligt, welche bei der Bildung der organischen Pflanzensubstanz aus unorganischem Material stattfinden, wir wissen aber nicht, welche Rolle sie dabei spielen.

Übrigens ist auch nicht zu vergessen, dass sich die genannten Elemente oder ihre Verbindungen nicht bloß bei der Assimilation selbst, sondern auch bei dem Stoffwechsel während des Wachsthums und sonst betheiligen. In dieser Beziehung spielt z. B. der Kalk häufig eine ähnliche Rolle wie die Kieselsäure: so wie zahlreiche Pflanzen in ihren Zellwänden verkieseln, können andere durch Einlagerung großer Massen von kohlensaurem Kalk verkalken und dadurch steinhart werden, wie z. B. die Melobesiaceen und Corallineen unter den Algen und es ist kaum zweifelhaft, dass alle oder doch sehr viele ältere Zellwände bei der Verbrennung kalkhaltige Asche hinterlassen, zuweilen, wie an den Gefäßen der Kürbispflanze, gelingt es sogar, Kalkskelete durch Verbrennung zu gewinnen.

Ohne uns tiefer in die tausendfältig untersuchten Pflanzenaschen ein- lassen zu wollen, wird es doch gut sein, zwei Thatsachen betreffs derselben hervorzuheben: zunächst, dass jeder Pflanzentheil, jede Zellhaut, auch die jüngste, ebenso das Protoplasma, selbst die Stärkekörner nach der Verbren- nung Asche hinterlassen, dass also aus dem allgemeinen Vorkommen der-

selben wohl auch darauf geschlossen werden kann, dass wenigstens gewisse Aschenbestandtheile für die chemische Zusammensetzung oder für den Molekularbau der Zellhäute und des Protoplasmas unentbehrlich sind. Eine zweite der Beachtung werthe Thatsache ist der große Reichthum der grünen assimilirenden Blätter an Aschenbestandtheilen, was ohne Weiteres sich erklärt, wenn wir wissen, dass dieselben durch den Transpirationsstrom gerade den Blättern beständig zugeführt und bei der Verdunstung des Wassers in denselben zurückgehalten werden, und beachten, dass, wie die Vegetationsversuche beweisen, ohne ihre Gegenwart keine Assimilation stattfindet.

Überhaupt beträgt jedoch die Quantität der Asche gewöhnlich nur einen kleinen Bruchtheil der wasserfreien oder trockengedachten Pflanzensubstanz, sie schwankt in derselben meist zwischen 1—10% und zu den aschenärmsten Theilen gehören das Holz und die Samenkörner: jenes offenbar, weil in ihm die Aschenbestandtheile nicht zum Zweck des Stoffwechsels angehäuft zu werden brauchen, sondern den Assimilationsorganen zugeführt werden; die Armuth an Aschenbestandtheilen in den Samen dagegen erklärt sich aus der Erwägung, dass die Samenkörner ohnehin, wenn sie keimen, Wasser mit Mineralstoffen beladen in sich aufnehmen. Endlich zeigen die Aschenanalysen, dass die quantitative Zusammensetzung, d. h. der relative Reichthum an Kalium, Calcium, Magnesium, Phosphorsäure je nach der Natur und dem Alter der Organe einer Pflanze wechselt. Die reifen Samenkörner z. B. sind gewöhnlich relativ reich an Kalium, Magnesium und Phosphor; da es jedoch nicht möglich ist, die bis jetzt bekannten Thatsachen der Aschenzusammensetzung mit bestimmten physiologischen Funktionen in unmittelbaren Zusammenhang zu bringen, so verlassen wir dieses Gebiet.

Zu unseren Wasserkulturen zurückkehrend haben wir nun aber noch eine der wichtigsten Fragen in Erwägung zu ziehen: unsere Pflanzen bestehen ja, wie wir schon gesehen haben, nur zum allerkleinsten Theil aus den im Wasser aufgelöst gewesenen und von ihnen aufgenommenen Stoffen. In der Hauptsache besteht die Substanz unserer Versuchspflanzen wie die jeder anderen: aus Zellstoff, Eiweißsubstanzen, kleinen Quantitäten von Fett und einigen anderen, in geringer Menge vorhandenen organischen Stoffen. Neben Stickstoff und Schwefel, welche in den Eiweißstoffen des Protoplasmas enthalten sind, enthalten diese sowie der Zellstoff und alle zum eigentlichen Aufbau der Pflanzen verwendeten organischen Substanzen Wasserstoff, Sauerstoff und Kohlenstoff. Die Herkunft dieser Elemente der organischen Substanz macht, soweit es den Wasserstoff und Sauerstoff betrifft, durchaus keine Schwierigkeiten; es sind dies ja die Elemente des Wassers, welches die Pflanzen in so überaus großer Menge aufnehmen und welches alle noch so kleinen Theile derselben durchtränkt. Auch der Schwefel in den Eiweißstoffen, in denen er freilich nur ein sehr geringes

Quantum darstellt, macht uns betreffs seiner Herkunft keine Schwierigkeit: wir hatten ihn ja in Form von schefelsaurem Calcium und schwefelsaurem Magnesium der Nährstofflösung zugesetzt, und wenn wir ihn jetzt auch in den Eiweißstoffen des Protoplasmas unserer Pflanzen nicht mehr in Form von Schwefelsäure, sondern als elementaren Bestandtheil in der Formel der Eiweißsubstanz vorfinden, so hat das wenig Überraschendes, da man weiß, wie leicht gerade Schwefelverbindungen zersetzbar zu sein pflegen; auch finden wir bei mikrochemischer Untersuchung unserer Pflanzen als Residuum dieser Zersetzung die Krystalle von oxalsaurem Kalk, dessen Calcium in Form von schwefelsaurem Kalk in die Pflanze eingetreten ist.

Es bleiben also von den Stoffen, aus denen das Protoplasma, der Zellstoff und die anderen organischen Verbindungen bestehen, welche die Pflanze erzeugt hat, noch der Stickstoff und Kohlenstoff zu betrachten. Unsere Tabelle p. 243 zeigt, dass in dem Nahrungsgemenge des Wassers ein stickstoffhaltiges Salz, nämlich der Kalisalpeter, und zwar in vorherrschender Menge enthalten ist. Der Stickstoff in den Eiweißsubstanzen der Pflanze ist, wie wir also annehmen dürfen, derselbe Stickstoff, den wir in Form von Salpeter den Wurzeln dargeboten haben. Durch Zersetzung dieses Salzes muss der Stickstoff desselben zu einem Bestandtheil der in der Pflanze neu entstandenen Eiweißstoffe geworden sein. Jedenfalls zeigt die kräftige Vegetation unserer Versuchspflanzen, die sehr bedeutende Zunahme eiweißartiger Substanz, die sich zumal in den geernteten Samenkörnern angesammelt hat, dass die Pflanzen im Stande sind, aus salpetersaurem Salz soviel Stickstoff zu entnehmen als zur Bildung der Eiweißstoffe einer kräftigen Pflanze nöthig ist.

Schon Theodor de Saussure hatte sich die Frage vorgelegt, ob nicht der Stickstoff der atmosphärischen Luft, die ja bekanntlich zu $^4/_5$ aus Stickstoff und $^1/_5$ aus Sauerstoff besteht, von den Pflanzen dazu benutzt wird, um ihre stickstoffhaltigen Verbindungen zu erzeugen. Im Laufe der vierziger und fünfziger Jahre suchte Boussingault durch eine lange Reihe äußerst sorgfältiger Vegetationsversuche diese Frage zu entscheiden und kam auf mühsamen Wegen zu dem Ergebniss, dass der atmosphärische Stickstoff für den Assimilationsprocess der Pflanzen nicht benutzbar ist. Seine Versuchspflanzen wuchsen jedesmal kräftig und erzeugten Eiweißverbindunge[n], wenn er ihren Wurzeln neben den übrigen Nahrungssubstanzen auch Stic[k]stoffverbindungen verschiedener Art darbot. Sie wuchsen dagegen äuße[rst] kümmerlich und ihre Eiweißsubstanzen erfuhren keine Vermehrung, w[enn] ein solcher Zusatz von Stickstoffverbindungen fehlte, obgleich den so [be]handelten Pflanzen der Stickstoff der Atmosphäre zur Verfügung s[tand]. Durch die jetzt viel weiter ausgebildete Kunst, Pflanzen künstlich z[u er]nähren, speciell durch die Wasserkulturen sind wir in den Stand g[esetzt], das von Boussingault gewonnene hochwichtige Resultat jederzeit [durch] leicht anzustellende Versuche augenscheinlich zu beweisen: jedesma[l, wenn] man der Nährstofflösung ein genügendes Quantum Salpeter zusetzt, v[...]

die Versuchspflanzen kräftig, bringen zahlreiche reife, keimfähige Samenkörner und ergeben bei der Analyse eine entsprechende Vermehrung der stickstoffhaltigen Substanz. Lässt man dagegen in dem Nahrungsgemenge das salpetersaure Salz weg, so wächst die Versuchspflanze zwar eine Zeit lang fort, indem sie die schon im Samen enthaltenen Eiweißsubstanzen zur Bildung des Protoplasmas ihrer Organe benutzt. Dieses kümmerliche Wachsthum kann sogar lange Zeit fortdauern, indem das Protoplasma der ersten Blätter wieder aufgelöst und aus ihnen ausgesogen wird, um zur Bildung einiger neuen Blätter verwendet zu werden; allein die Analyse ergiebt keine Vermehrung der Eiweißstoffe in diesem Fall.

Man war früher der Ansicht, dass es besonders Ammoniaksalze seien, welche von den Wurzeln der Pflanzen, vielleicht sogar von ihren Blättern, mit Thau und Regenwasser aufgesogen den Stickstoff für die Eiweißverbindungen der Pflanze hergeben. Allein das Resultat unserer Wasserkultur beweist zunächst, dass die Pflanzen ihren gesammten Stickstoffgehalt jedenfalls in Form von salpetersauren Verbindungen aufnehmen können; versucht man es aber andrerseits, diese letzteren durch Ammoniaksalze zu ersetzen, so ergeben sich experimentelle Schwierigkeiten, die wir hier nicht ausführlich erörtern wollen. Bedenkt man aber ferner, dass das in der Natur durch Fäulniss und Verwesung organischer Reste entstehende Ammoniak zumal innerhalb des Vegetationsbodens in Gegenwart von Kalisalzen sich leicht in salpetersaure Verbindungen umwandelt, die sich überall im Vegetationsboden und in den Gewässern nachweisen lassen, dass ebenso im Regenwasser wenn auch sehr kleine Quantitäten von Salpetersäure enthalten sind, so kommt man zu dem Schluss, dass es vielleicht abgesehen von einzelnen besonderen Vorkommnissen, ganz speciell abgesehen von den Parasiten und Pilzen, bei den gewöhnlichen chlorophyllhaltigen Pflanzen salpetersaure Salze sind, aus welchen sie den Stickstoff zur Bildung ihrer Eiweißsubstanzen, also auch ihres Protoplasmas gewinnen. Zum Überfluss sei hier noch aufgeführt, dass der Vegetationsboden der Gärten, Getreidefelder, Weinberge, Obstplantagen u. s. w. gewöhnlich ziemlich arm an salpetersauren Verbindungen ist und dass eben deshalb die Produktion von Pflanzensubstanz, auch wenn alle anderen Nahrungsstoffe in dem Boden vorhanden sind, doch relativ gering ausfällt; ein geeigneter Zusatz von Salpeter ist in solchen Fällen jederzeit im Stande die Vegetation zu üppigster Kraft zu steigern und wenn andere stickstoffhaltige Düngemittel Ähnliches leisten, so dürfen wir annehmen, dass dieselben innerhalb des Bodens eher oder später salpetersaure Salze erzeugen, die von den Wurzeln aufgenommen werden.

Schließlich erübrigt noch die Frage nach der Herkunft des **Kohlenstoffes** in unseren Versuchspflanzen. Denken wir uns dieselben nach Verflüchtigung des Wassers bei 100—120° getrocknet, so besteht ungefähr die Hälfte der gesammten trockenen Pflanzensubstanz aus Kohlenstoff, der ja in

jeder organischen Verbindung ebenso wie in dem Zellstoff, dem Protoplasma und den Fettkörpern, welche die hervorragendste Rolle in der Pflanze spielen, ausnahmlos enthalten ist. Unsere mit wässeriger Salzlösung ernährten Pflanzen haben jedoch aus dieser Nährstofflösung keine Kohlenstoffverbindung aufnehmen können, vielmehr zeigt die Untersuchung, dass sie beständig kleine Quantitäten einer Kohlenstoffverbindung, nämlich Kohlensäure, ausscheiden und weiterhin werde ich noch zeigen, dass es eine durchaus unrichtige Ansicht ist, zu glauben, dass die in der Erde gewöhnlich reichlich enthaltene Kohlensäure von den Wurzeln aufgesogen und den Blättern zugeführt werde. Für uns aber entsteht nunmehr die Frage: woher kommt diese große Masse von Kohlenstoff, welche in den organischen Verbindungen unserer Versuchspflanzen sich nach und nach anhäuft; aus der Nährstofflösung stammt sie jedenfalls nicht, es bleibt daher nur die eine Quelle übrig, die atmosphärische Luft: die Hälfte von dem Trockengewicht der organischen Substanz der Pflanzen muss aus der Atmosphäre stammen. Dieser Satz ergiebt sich jetzt, wo eine zweihundertjährige Entwicklung der Wissenschaft hinter uns liegt, mit absoluter Gewissheit aus jedem Ernährungsversuch mit grünblättrigen Pflanzen; aber auf ganz anderen Wegen haben die Begründer der Ernährungstheorie der Pflanzen Ingenhouss und de Saussure, diesen, darf man wohl sagen, wichtigsten Satz der ganzen Wissenschaft von den Organismen aufgefunden, und in meiner »Geschichte der Botanik« habe ich versucht zu zeigen, wie in diesen Männern nach und nach die Erkenntniss dieses wichtigen Naturprocesses sich entwickelte und welchen Missverständnissen, welch thörichten Einwänden auch diese jetzt unbestreitbare Thatsache wie jede andere große Entdeckung von Seiten unfähiger Köpfe ausgesetzt gewesen ist, so zwar, dass es erst wieder dem gewichtigen Worte Justus von Liebigs in den vierziger Jahren gelang, den Satz, dass der Kohlenstoff der Pflanzen ganz und gar aus der Atmosphäre stammt, zu voller Geltung zu bringen. Erst in der folgenden Vorlesung werden wir uns ausführlicher damit beschäftigen, wie es die Pflanzen machen, den Kohlenstoff aus der Kohlensäure der Atmosphäre für sich zu gewinnen; hier interessirt uns einstweilen nur die Herkunft dieses Stoffes, ganz abgesehen von der physiologischen Arbeit der Pflanze. Was nach den Entdeckungen von Ingenhouss und de Saussure viele sogenannte Forscher mehr als 40 Jahre lang abhielt, an die ausschließliche Herkunft des Kohlenstoffes aus der Atmosphäre zu glauben, war die schon damals bekannte Thatsache, dass die relative Quantität der in der Luft enthaltenen Kohlensäure eine auffallend geringe ist. Unzählige Luftanalysen haben nämlich gezeigt, dass in 10 000 Liter, also in 10 Cubikmeter im Mittel nur 4—6 Liter Kohlensäure enthalten sind und da ein Liter Kohlensäure ungefähr 2 Gramm wiegt, so sind also in 10 Cubikmeter Luft 8—12 Gramm Kohlensäure enthalten. Dieses Quantum scheint allerdings sehr gering, um so mehr als nur $^{3}/_{11}$ dieses Quantums aus Kohlenstoff bestehen und, wie

wir später sehen werden, der gesammte Sauerstoff der Kohlensäure, also $^{8}/_{11}$ von der Pflanze abgeschieden werden. Immerhin leuchtet soviel ein, dass in 10 Cubikmetern Luft etwas mehr als 2 Gramm Kohlenstoff enthalten sind, aus welchem durch Verbindung mit Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel je nach Umständen 4—5 Gramm Pflanzensubstanz sich bilden können. Eine Pflanze aber, welche im lebenden Zustand 4—5 Gramm organische Substanz enthält, wiegt sammt dem darin enthaltenen Wasser im Mittel ungefähr 20—25 Gramm, was ein noch immer ziemlich kleines Pflänzchen darstellen würde; allein einer nicht nur im Freien, sondern sogar in einem Zimmer vegetirenden Pflanze stehen nicht bloß 10 Cubikmeter Luft zur Verfügung, vielmehr wird durch die beständige Bewegung der Atmosphäre den Blättern immerfort neue kohlensäurehaltige Luft zugeführt und es kommt im Grunde bei näherer Überlegung nur darauf an, ob die grünen Blätter im Stande sind, diese relativ kleinen Kohlenstoffmengen mit entsprechender Geschwindigkeit der Atmosphäre zu entziehen: dass sie es wirklich thun, zeigt der Erfolg, die Thatsache, dass in einer Pflanze in verhältnissmäßig kurzer Zeit sehr bedeutende Mengen von Kohlenstoff sich anhäufen. So fand ich z. B., dass im Laufe von 100 Tagen eine sehr kräftige Tabakpflanze während ihrer Entwicklung im Garten über 400 Gramm Kohlenstoff aus der Luft aufnahm, eine Sonnenrose aber in der gleichen Zeit über 800 Gramm, also Quantitäten, welche in einigen Tausend Cubikmetern Luft enthalten waren. Auch die fernere Thatsache, dass eine Kürbispflanze im Laufe von 10 Tagesstunden mit einer Blattfläche von 1 Quadratmeter Größe im Stande ist bis 8 Gramm Stärke zu erzeugen, worin fast 4 Gramm Kohlenstoff enthalten sind, zeigt, dass von dieser Blattfläche in einem Tage die Kohlensäure von 20 Cubikmetern Luft benutzt worden ist.

Diese Erwägungen über die Herkunft des Kohlenstoffs lassen zugleich erkennen, dass es äußerst unzweckmäßig wäre, Ernährungsversuche von der Art, wie ich sie vorhin beschrieben habe, etwa in einem völlig geschlossenen Raum, zu welchem die Luft nicht völlig freien Zutritt hat, vornehmen zu wollen: man würde damit der Versuchspflanze die Zufuhr des nöthigen Kohlenstoffs abschneiden und ohne diese kann eben keine Bildung von Pflanzensubstanz stattfinden, da alle organischen Verbindungen beträchtliche Mengen von Kohlenstoff enthalten. Nach diesen Erwägungen konnte nun dieser oder jener in Zweifel gerathen, ob denn auch die großen Kohlenstoffmassen, welche Jahr für Jahr auf der ganzen vegetationsfähigen Erdoberfläche in Form von Pflanzensubstanz sich ansammeln, in der Atmosphäre wirklich enthalten sind. Indessen kann man sich darüber beruhigen, die Kohlensäure in der gesammten Atmosphäre der Erde rechnet nicht nach Litern, sondern nach Tausenden von Cubikmeilen und würde, wie man längst berechnet hat, viele Jahre hindurch die gesammte Vegetation der Erde mit Kohlenstoff versehen, auch wenn nicht immerfort neue Zufuhr von Kohlensäure stattfände. Zwar ist es eine optimistische Fabel, zu glauben,

die Welt sei so schön eingerichtet, dass gerade die gesammte Kohlensäur produktion durch die Athmung der Thiere und Menschen hinreiche, um d Kohlensäureverbrauch der gesammten Erdvegetation auszugleichen; imme hin aber wird eben durch die Athmung der Thiere in Verbindung mit d überall stattfindenden Verwesungsvorgängen, zumal der abgestorben Pflanzen selbst, ebenso durch die unzähligen kohlensauren Quellen u durch Hunderte von rauchenden Vulkanen, in unserer Zeit auch dur Hunderttausende von rauchenden Schornsteinen, durch welche der Kohle stoff der Steinkohlen als Kohlensäure entweicht, der Atmosphäre beständ ein ungeheures Quantum von Kohlensäure zugeführt, so dass auf eine Mangel auf Jahrtausende hinaus kaum zu rechnen ist. Wie ungeheuer gr aber die Condensation des Kohlenstoffes der Atmosphäre durch die Assim lation der Pflanzen bisher gewesen sein muss, davon bekommt man ei ungefähre Vorstellung, wenn man bedenkt, dass die auf der Erde über verbreiteten Steinkohlenlager, Braunkohlen, Torf, die vielleicht ebenso oder mehr betragenden bituminösen Substanzen, welche die Gebirgsform tionen durchtränken, ferner Asphalt, Petroleum u. dgl. Zersetzungsprodu früherer Vegetationen sind, welche im Laufe von Millionen von Jahren d in diesen Stoffen enthaltenen Kohlenstoff aus der Atmosphäre entnomm und ihn in organische Substanz umgewandelt haben.

Wir sind aber mit der Betrachtung unserer Versuchspflanzen noch immer nicht fertig. Wer unvorbereitet ohne pflanzenphysiologische Kenntnisse einen derartigen Vegetationsversuch durchführen wollte, könnte wohl auch der Bequemlichkeit wegen oder aus irgend einem anderen Grunde die Versuchspflanzen mit ihren Nährstofflösungen etwa an die Hinterwand eines Zimmers oder in die Mitte eines gewöhnlichen Wohnzimmers oder Laboratoriums stellen. Er würde dann nach einigen Wochen finden, dass die Pflanzen zwar einigermaßen gewachsen sind, auch wohl einige neue Blätter nach der Keimung gebildet haben. Allein diese Pflanzen würden kränklich erscheinen, eingehen, absterben und wenn man sie nachher trocknet und ihre organische Substanz wägt, so findet man, dass die letztere je nach Umständen kaum so groß ist, wie das Gewicht der angewandten Samenkörner, ja sie kann kleiner sein als dieses. Das schlechte Gedeihen von Pflanzen unter den genannten Umständen versteht sich aber ganz von selbst, wenn man aus den Untersuchungen von Ingenhouss und de Saussure, wie aus eigner Erfahrung weiß, dass die Zersetzung der atmosphärischen Kohlensäure in den grünen Pflanzentheilen, also die Erzeugung neuer Pflanzensubstanz nur dann stattfindet, wenn die chlorophyllhaltigen Organe von hinreichend intensivem Licht getroffen werden; darunter ist im Allgemeinen, wenn es sich um kräftige Vegetation handelt, das gesammte vom Himmel zurückgestrahlte Tageslicht und bei ganz im Freien wachsenden Pflanzen das unmittelbare Sonnenlicht zu verstehen. Die ganze Natur der Pflanzen ist eben auf diese Beleuchtungsintensität eingerichtet und nur

wenige Arten gedeihen auch noch im tiefen Waldesschatten. Mit einem Wort: unsere Versuchspflanzen, an welche wir unsere Betrachtungen bisher angeknüpft haben, können nur dann bei künstlicher Ernährung ein günstiges Resultat liefern, wenn sie durch kräftige Beleuchtung in den Stand gesetzt sind, die in der Atmosphäre vorhandene Kohlensäure auch wirklich zu benutzen. Ohne Mitwirkung hinreichend intensiven Lichtes ist die atmosphärische Kohlensäure für die Ernährung der Pflanzen so gut wie nicht vorhanden, das Licht liefert den chlorophyllhaltigen Zellen sozusagen die Kräfte, welche dazu nöthig sind, den Kohlenstoff der Kohlensäure von dem Sauerstoff abzutrennen und ihn gleichzeitig mit anderen Elementen zu verbinden und in organische Pflanzensubstanz umzuwandeln. Daher hat man auch gesagt und mit Recht, dass es die Sonne ist, welche auf der Erdoberfläche das Pflanzenleben unterhält, und da die ganze Thierwelt ihre Nahrung von den Pflanzen bezieht, so kann man sagen, dass es die in den Sonnenstrahlen enthaltene Bewegungskraft ist, welche sich in den Lebensbewegungen aller Organismen auf der Erde, der Thiere wie der Pflanzen, abwickelt. Die in den Sonnenstrahlen enthaltene mechanische Kraft wirkt in den chlorophyllhaltigen Zellen der Pflanzen wie die Bewegung eines Uhrschlüssels, durch welche die Feder des Uhrwerks aufgezogen wird; die Lebensprocesse der Pflanzen und Thiere gleichen dem langsamen Ablaufen des Uhrwerks: durch diese Lebensprocesse nämlich wird nach und nach die mittels des Lichtes in den chlorophyllhaltigen Zellen erzeugte organische Substanz wieder zerstört und schließlich in Kohlensäure und Wasser zurückverwandelt, bis mit beginnender neuer Vegetationsperiode das Uhrwerk von Neuem aufgezogen wird.

Wenn wir nach diesen umfassenden Betrachtungen, zu denen die Resultate unseres Vegetationsversuches Anlass gegeben haben, noch einmal zu dem letzteren von anderer Seite zurückkehren, so wäre noch in Betracht zu ziehen, ob unsere Versuchspflanzen bei der Ernährung mit einer wässerigen Lösung denn auch ebenso normal und kräftig gewachsen seien, wie wenn wir dieselben in einem Quantum guter Vegetationserde erzogen hätten. Der Versuch ist ja leicht anzustellen; es würde genügen, einige Samenkörner von derselben Art, wie wir sie zur Wasserkultur benutzt haben, in Gefäßen zur Keimung und weiteren Vegetation zu bringen, welche ein gleiches Volumen guter Vegetationserde enthalten, und diese neben unseren Versuchspflanzen der gleichen Beleuchtung auszusetzen. Es zeigt sich hierbei, dass die Vegetation in beiden Fällen ungefähr die gleiche ist, aber eben in beiden Fällen nicht so kräftig, wie wenn man die Pflanzen etwa im Garten in gewohnter Weise kultivirt hätte. Dort finden sie nicht nur kräftigere Beleuchtung und sonstige Vortheile, welche das Wachsthum im Freien gewährt, sondern auch und vor Allem können die Wurzeln im freien Land sich zweckmäßiger entwickeln, sie werden viel länger und verzweigen sich viel reichlicher als bei unserer Wasserkultur, sie sind zum

Theil mit Luft, die sie einathmen, und nur zum Theil mit Flüssigkeit in Berührung, ihre Wurzelhaare verwachsen, wie wir schon wissen, mit den Bodentheilchen, von denen sie die absorbirten Nährstoffe aufsaugen. Das ist eben der normale Zustand der Wurzeln echter Landpflanzen, dem gegenüber ihr Verweilen in einer Nahrstofflösung nothwendig manches Abweichende auch in ihrer Funktion bewirken muss. Allein das Resultat unserer Wasserkulturen ist trotzdem ein wissenschaftlich werthvolles, denn sie zeigen, dass, obgleich die Wurzeln unter abnormen Bedingungen genöthigt sind, die Nährstoffe aufzunehmen, mit Hilfe derselben dennoch viel und so normal beschaffene Pflanzensubstanz gebildet wird, dass mit Hilfe derselben der ganze Entwicklungsprocess einer Pflanze bis zur Bildung keimfähiger Samen sich vollziehen kann.

Anmerkungen zur XVII. Vorlesung.

1) Vgl. darüber meine »Geschichte der Botanik«, München 1875.

2) Vgl. darüber die Zeitschrift: Die landwirthschaftl. Versuchsstationen, Dresden, Heft VI 1860 pag. 219, und Bot. Zeitg. 1860 pag. 113 und ferner PFEFFERS Pflanzen-Physiol. 1881, I. pag. 253.

3) Genauere Literaturnachweisungen über diese und andere hierher gehörige Thatsachen findet man in meiner Exper.-Phys. 1865 pag. 141 ff.

4) Vgl. PFEFFER, Pflanzen-Phys. I. pag. 254.

5) EMIL WOLFF, Aschenanalysen von landwirthschaftlichen Produkten, Berlin 1871.

6) Vgl. meine Abhandlung in den »Annalen der Landwirthschaft in den kgl. preuß. Staaten«, Wochenblatt 1862, pag. 184.

7) Über die Kieselsäure in den Pflanzen und dass das sogenannte Lagern des Getreides nicht durch Kieselsäuremangel, wie man bis dahin geglaubt hatte, sondern durch Beschattung und Etiolement hervorgerufen wird, habe ich in meiner Exper.-Phys. 1865 pag. 150 das Nöthige gesagt.

XVIII. Vorlesung.

Die Erzeugung der organischen Pflanzensubstanz: Assimilation.

Nachdem wir in der letzten Vorlesung die Stoffe kennen gelernt haben, welche eine normale chlorophyllhaltige Pflanze von außen her in sich aufnehmen muss, um aus ihnen ihre Körpersubstanz zu erzeugen, beschäftigen wir uns nunmehr mit der Frage, wie die organische Substanz und unter welchen Bedingungen sie erzeugt wird. Da wir von der Art und Weise der Mitwirkung der Aschenbestandtheile bei diesen Vorgängen so gut wie gar nichts wissen, beschränken sich unsere Betrachtungen auf vier Punkte: es handelt sich zunächst um die Zersetzung der Kohlensäure, welche, wie wir schon wissen, bei normalen grünblättrigen Pflanzen den gesammten Kohlenstoff, der zur Erzeugung der Pflanzensubstanz nöthig ist, liefert; fürs zweite ist der Nachweis zu liefern, dass nur die chlorophyllhaltigen Zellen, oder eigentlich genauer gesagt, die Chlorophyllkörper die Organe sind, durch welche aus Kohlensäure organische Substanz erzeugt wird; dabei ist aber drittens zu beachten, dass das Chlorophyll als Assimilationsorgan nur dann fungirt, wenn die Aetherschwingungen, welche unser Auge als Licht wahrnimmt, in seine Substanz eindringen und ihm die Kraft mittheilen, aus Kohlensäure und Wasser organische Substanz zu erzeugen. Endlich wünschen wir zu erfahren, was nun das nächste Resultat der Kohlensäurezersetzung im Chlorophyll unter dem Einfluss des Lichtes ist.

Beschäftigen wir uns zunächst mit der **Zersetzung der Kohlensäure** und knüpfen unsere Betrachtungen, um ihnen volle Klarheit zu geben, wieder an die künstlich ernährten Pflanzen der vorigen Vorlesung an. Die Substanz dieser Pflanzen ist verbrennlich, sie hinterlässt nach der Verbrennung ein kleines Quantum Asche, welches aus den von den Wurzeln aufgenommenen Salzen besteht, die, wie wir wissen, bei der Erzeugung der organischen Substanz unentbehrlich sind; die Thatsache aber, dass die organische Substanz der Pflanze verbrennlich ist, bedeutet im Grunde weiter nichts Anderes, als sie besteht aus sauerstoffarmen chemischen Ver-

bindungen, welche im Stande sind, bei Zutritt des atmosphärischen Saue
stoffs in der Glühhitze sich zu oxydiren und dabei der Hauptsache nach
Kohlensäure und Wasser umzuwandeln; so wie die organische Pflanze
substanz aus den sauerstoffreichen Verbindungen: Kohlensäure und Wass
(unter Mitwirkung anderer sauerstoffreicher Verbindungen) entstanden i
kann sie auch durch Oxydation wieder in dieselben Verbindungen zurück
geführt werden. Die Thatsache, dass die Pflanzensubstanz verbrennlich i
besagt eo ipso, dass bei der Erzeugung derselben aus sauerstoffreichen nic
verbrennlichen Verbindungen ein beträchtliches Quantum von Sauerst
beseitigt worden sein muss, denn sonst könnte eben die organische Su
stanz nicht verbrennlich sein.

Man sieht aus dieser einfachen Betrachtung, dass irgendwo und w
bei der Ernährung der Pflanzen Sauerstoff abgeschieden werden muss un
lange, bevor man diese Betrachtungen anstellte, ist diese Sauerstoffab
scheidung in der That beobachtet worden. Schon in den siebenziger un
achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts haben PRIESTLEY, SENEBIER, INGEN
HOUSS und später in klassischer Vollendung DE SAUSSURE die Thatsache fest
gestellt, dass die grünen Pflanzenorgane unter dem Einfluss des Lichte
Sauerstoff abscheiden, wenn sie zugleich in der Lage sind, Kohlensäure von
außen her aufzunehmen. Es ist Sache der Geschichte der Botanik klar zu
legen, wie diese hochwichtige Thatsache nach und nach von den genannten
Männern festgestellt und gedeutet wurde, wie später 40 Jahre lang kaum
begreifliche Missverständnisse die klar gestellte Thatsache wieder verdunkelten, bis sie in neuerer Zeit zu den feststehenden Errungenschaften der
Wissenschaft gezählt werden konnte.

Als ein wesentlicher Punkt ist hier sogleich das hervorzuheben, dass,
wie schon DE SAUSSURE, später und genauer BOUSSINGAULT feststellte, das Volumen des ausgeschiedenen Sauerstoffes gleich ist dem Volumen der aufgenommenen Kohlensäure, was mit anderen Worten bedeutet: der chemische
Vorgang in den chlorophyllhaltigen Zellen verläuft so, als ob der gesammte
Sauerstoff der aufgenommenen Kohlensäure abgeschieden würde. Es ist
das größte Gewicht auf diese Thatsache zu legen, weil daraus weitere Folgerungen betreffs der Vorgänge in den assimilirenden Zellen erschlossen
werden können.

Da es sich hier um denjenigen chemischen Process handelt, durch
welchen in der Natur aus unorganischem Material, aus Kohlensäure und
Wasser, die primäre Erzeugung organischer Substanz stattfindet, welche
das Baumaterial nicht nur für die Pflanzen, sondern auch für das gesammte
Thierreich liefert, so dürfte es auch den der Pflanzenphysiologie ferner
Stehenden interessiren, den Vorgang selbst zu sehen. — Dies kann freilich
nur in mittelbarer Weise, am einfachsten dadurch bewirkt werden, dass
man Wasserpflanzen wie Ceratophyllum, Myriophyllum, Udora, Potamogeton
u. s. w. in kohlensäurehaltiges Wasser bringt und dafür sorgt, dass an der

beblätterten Sprossaxe unten ein glatter Querschnitt gemacht sei. Stellt man das mit kohlensaurem Wasser gefüllte Gefäß, in welchem sich der Spross befindet, an ein von der Sonne beschienenes Fenster, so sieht man sofort einen Strom kleiner Luftblasen aus dem Querschnitt der Sprossaxe hervorquellen und aufwärts entweichen. Stülpt man ein vorher mit Wasser gefülltes Glasrohr über die Wasserfläche, so kann man das von der Wasserpflanze ausgeschiedene Gas aufsammeln, wobei sich dann zeigt, dass dasselbe, wenn der Versuch richtig angestellt worden ist, sehr reich an Sauerstoff ist, dabei aber auch Kohlensäure und Stickstoff enthält. Diese beiden Gase jedoch verdanken ihre Gegenwart eigentlich einer fehlerhaften Anstellung unseres Versuches; die von der Pflanze ausgeschiedenen Sauerstoffblasen nämlich steigen innerhalb des mit Stickstoff und Kohlensäure beladenen Wassers in das Sammelgefäß auf und nach allgemeinen Gesetzen der Gasdiffusion müssen sie während dieser Zeit aus dem Wasser Kohlensäure und Stikstoff aufnehmen. Wenn der genannte Versuch mit Wasserpflanzen besonders geeignet ist, die Arbeit der Pflanzen ad oculos zu demonstriren, so ist dagegen ein umständlicheres und weniger anschauliches Verfahren zweckmäßiger, um den wahren Vorgang der Kohlensäurezersetzung klarzulegen. Zu diesem Zwecke benutzt man besser Blätter oder Blattstücke von Landpflanzen, schiebt dieselben in ein Glasrohr, welches in seinem unteren Theil cylinderisch und mit einer Volumentheilung versehen ist, oben aber eine Erweiterung besitzt. In dieses unten mit Quecksilber abgesperrte Glasrohr bringt man neben atmosphärischer Luft ein genau abgemessenes Quantum Kohlensäuregas und stellt den ganzen Apparat in die Sonnenstrahlen. Nach einiger Zeit, z. B. nach einer Stunde, zieht man das eingeschobene Blatt heraus und untersucht nach bekannten gasometrischen Methoden den Kohlensäure- und Sauerstoffgehalt der Luft in dem Glasrohr. Hierbei stellt sich nun heraus, dass das Quantum der Kohlensäure vermindert worden ist, während der Sauerstoffgehalt sich vermehrt hat und zwar zeigt sich, dass für jeden Cubikcentimeter verschwundener Kohlensäure ein Cubikcentimeter Sauerstoff frei geworden ist. Ein solches Experiment ist zwar zur Demonstration weniger geeignet, da es wenigstens 3—4 Stunden Arbeit erfordert, wobei Correkturen und Berechnungen eingreifen; es liefert aber den unumstößlichen Beweis, dass durch ein grünes Blatt unter dem Einfluss des Lichtes Kohlensäure zersetzt und dafür ein gleiches Volumen Sauerstoff ausgeschieden wird. Was wir hier aber an einem einzelnen kleinen Blatt oder Blattstück beobachten, findet während eines Tages, auch wenn die Sonne durch Wolken verhüllt ist, in mehr oder minder ausgiebiger Weise an allen grünen Blättern der Pflanzen im Freien statt und was bei unserem Versuch in der Abscheidung einiger Cubikcentimeter Kohlensäure sich ausdrückt, wird auf einer Wiese, einem Getreidefeld, in einem Wald durch Hunderttausende von Litern dieses Gases reprä-

Dass nun das Chlorophyll das Organ der Pflanze ist, durcl welches die aufgenommene Kohlensäure zersetzt, ihr Sauer-stoff abgeschieden wird, geht mit aller Bestimmtheit daraus hervor dass eben nur und ganz ausschließlich chlorophyllhaltige Pflanzentheile in Stande sind, diese Zersetzung zu bewirken [1]). Alle nicht chlorophyllhaltigei Organe, also z. B. die Wurzeln, unterirdischen Knollen, die Blüthenblätte und Staubgefäße, ebenso die chlorotisch weißen Blätter, die im Finsteri gewachsenen gelben, etiolirten Blätter, desgleichen die nicht grünei Schmarotzer und Pilze liefern bei dem vorhin beschriebenen Versuch kei-nen Sauerstoff, im Gegentheil sie scheiden beständig Kohlensäure aus ihren Innern ab, wenn auch in relativ geringer Quantität. In solchen chlorophyll-freien Organen kann also keine Neubildung von verbrennlicher, sauerstoff-armer organischer Substanz stattfinden und daraus folgt ohne Weiteres dass bei allen chlorophyllhaltigen Pflanzen die nicht grünen Organe au solchen organischen Verbindungen bestehen, welche in den chlorophyll-haltigen Organen erzeugt worden sind, und ebenso dass Pflanzen, welch überhaupt kein Chlorophyll besitzen, wie die echten Wurzelschmarotzer un alle Pilze, genöthigt sind, organische sauerstoffarme Substanz von außen he in sich aufzunehmen, weil sie des Organes entbehren, durch welches Kohlen-säure zersetzt und organische Substanz erzeugt wird. Da aber alle Thiere dieses Organes ebenfalls entbehren, also nicht im Stande sind aus Kohlen-säure und Wasser organische Substanz zu bilden, während sie doch ihren Körper aus solcher aufbauen, so folgt daraus ohne Weiteres, dass die Kör-persubstanz aller Thiere ursprünglich in den chlorophyllhaltigen Zellen der Pflanzen erzeugt wird. Die wenigen scheinbar chlorophyllhaltigen niederen Thiere, einige Infusorien, Schwämme und Planarien, enthalten thatsächlich Chlorophyll nicht als eigentlichen Körperbestandtheil, sondern wie Brandt neuerdings gezeigt hat, nisten sich im Körper derselben chlorophyllhaltige Pflanzenzellen (Algen) ein, durch deren Assimilation diese Thiere unter Umständen ernährt werden können [2]).

Es kommt nicht darauf an, in welcher Form das Chlorophyll in den Zellen enthalten ist, ob, wie gewöhnlich in Form von weichen Körnern oder, wie bei den Conjugaten (einer Algenfamilie) in Form von grünen Bän-dern oder Platten oder gar, wie bei den Palmellaceen und anderen Algen, einfach als grüngefärbter Protoplasmakörper. Auch das macht keinen wesentlichen Unterschied, ob neben dem Chlorophyll andere Farbstoffe in den Zellen vorhanden sind, wie bei den roth gefärbten Algen (Florideen) oder den braungelben Fucaceen. Es war ein verhängnissvoller Missgriff de Saussures, aus der rothen Färbung mancher Blätter wie der rothen Gar-tenmelde (Atriplex hortensis) zu folgern, dass das Chlorophyll für die Kohlensäurezersetzung unnöthig sei, so dass erst Cloez 1863 die Gegenwart des Chlorophylls auch in solchen Fällen betonen musste, und wie schlimm es um die Erkenntniss der Thatsache, dass nur das Chlorophyll die Kohlen-

säurezersetzung bewirkt, noch in den fünfziger und sechziger Jahren bestellt war, zeigt die Lektüre aller über die Ernährung der Pflanzen damals handelnden Bücher, wo man vorsichtiger Weise immer zu sagen pflegte, dass die grünen Pflanzen Kohlensäure zersetzen, ohne das Organ dieser Zersetzung näher zu bezeichnen. Überhaupt hat sich die klare Erkenntniss, dass das Chlorophyll das Organ der Kohlensäurezersetzung sei, erst seit dem Erscheinen meines Handbuchs der Experimental-Physiologie 1865 Bahn gebrochen und wenn ein neuerer Schriftsteller findet, dass eigentlich doch nicht das Chlorophyll, sondern die chlorophyllhaltige Zelle das Assimilationsorgan darstelle, weil eben jenes in dieser ist, so hat das ungefähr denselben Werth, wie wenn Jemand behauptet, es sei eigentlich nicht das Auge das Sehorgan, weil es ja aus seinem Kopf herausgenommen nicht mehr zu sehen im Stande ist. Da eine und dieselbe Zelle, solange sie kein grünes Chlorophyll besitzt, nicht assimilirt, sobald sie aber mit grünem Chlorophyll versehen ist, dies thut, so werden wir wohl berechtigt sein, den Chlorophyllkörper selbst als das Organ der Kohlensäurezersetzung und somit der Assimilation der organischen Substanz zu bezeichnen. — Den bestimmtesten Beweis aber liefert die weiterhin noch genauer mitzutheilende Thatsache, dass das erste kenntlich werdende Assimilationsprodukt nicht an einem beliebigen Ort in der chlorophyllhaltigen Zelle, sondern in den Chlorophyllkörnern selbst erscheint.

Schon wiederholt und bei sehr verschiedenen Gelegenheiten fand ich mich bei diesen Vorlesungen veranlasst, auf die maßgebende **Mitwirkung des Lichtes** bei der Assimilation im Chlorophyll hinzuweisen. In der That handelt es sich hier auch um eine Abhängigkeit des Pflanzenlebens von der Außenwelt, welche bei Beurtheilung der verschiedensten Vegetationserscheinungen immer im Auge behalten werden muss, wenn man nicht die ärgsten Missgriffe begehen will; man beachte nur immer das ganze Gewicht der Thatsache, dass eine chlorophyllhaltige Pflanze, so lange sie nicht von hinreichend intensivem Licht getroffen wird, auch nicht im Stande ist, Kohlensäure zu zersetzen, also auch nicht fähig, organische Substanz irgendwelcher Art zu erzeugen. Für den in der Pflanzenphysiologie nicht Heimischen entsteht aber eine verführerische Schwierigkeit dadurch, dass Pflanzen trotzdem in finsteren oder schwach beleuchteten Räumen je nach Umständen, besonders wenn sie reich sind an assimilirten Reservestoffen, lange Zeit fortleben und sogar kräftig wachsen können. Der nicht Unterrichtete zieht daraus leicht den irrthümlichen Schluss, dass die wachsenden Pflanzen sich auch ernähren müssten. In der folgenden Vorlesung werde ich ausführlicher zeigen, dass das Wachsthum der Organe und die Assimilation im Chlorophyll zwei in hohem Grade von einander unabhängige Prozesse sind: damit eine Pflanze oder gewisse Theile derselben wachsen können, genügt es, dass durch frühere Chlorophyllthätigkeit assimilirte organische Stoffe in der Pflanze vorhanden sind, während umgekehrt eine Pflanze lebhaft assi-

miliren kann, ohne dabei gleichzeitig zu wachsen. Wenn also Pflanzen i
Finstern oder überhaupt bei ungenügender Beleuchtung wachsen, so g
schieht dies auf Kosten von solchen assimilirten Stoffen, welche im Gewel
der Samenkörner, Knollen, Zwiebeln, Wurzelstöcke, in der Rinde von Baun
zweigen u. s. w. früher abgelagert worden sind und nun bei dem Wach
thum verbraucht werden. Aber noch mehr: das Wachsthum bei ung
nügender Beleuchtung zerstört sogar in Folge der damit verbunden
Athmung beträchtliche Quantitäten von organischer Pflanzensubstanz, w
ich in einer späteren Vorlesung ausführlich darthun werde. Daher kom
es, dass das Trockengewicht im Finstern wachsender Pflanzen kleiner wir
und jedes Wachsthum im Finstern kann daher nur solange andauern, b
die vorhandenen Reservestoffe verbraucht sind.

Bei dieser Gelegenheit ist zur allgemeinen Orientirung aber vorläuf
noch auf einen anderen Punkt hinzuweisen: wie das Assimilationsorga
das Chlorophyll, erst durch die Einwirkung hinreichend intensiven Licht
seine assimilirende Thätigkeit ins Werk setzen kann, so wird auch da
Assimilationsorgan erst durch das Licht bei den meisten Pflanzen zu seine
vollen Ausbildung veranlasst; Blätter, zumal von Blüthenpflanzen, welche
sich im Finstern durch Wachsthum bilden, erzeugen in ihren Zellen zwar
Chlorophyllkörner, dieselben werden aber nicht grün, sondern sie bleiben
gelb[3], mit einem Farbstoff tingirt, der sich von dem grünen Chlorophyll-
farbstoff nur wenig unterscheidet, aber eben nicht im Stande ist, dem
Chlorophyllkorn die Fähigkeit, Kohlensäure zu zersetzen, mitzutheilen;
solche gelbe, etiolirte Blätter assimiliren nicht, wie die Erfahrung zeigt, sie
werden aber, einige Zeit dem Licht, selbst schwachem Licht ausgesetzt,
grün und sind dann im Stande Kohlensäure zu zersetzen. Doch ist, wie ich
schon vor 23 Jahren constatirte, die Ausbildung des grünen Chlorophylls
nicht ausnahmslos an die Einwirkung des Lichts gebunden: die ersten
Keimblätter der Coniferen bilden ihr normales Chlorophyll auch in tiefster
Finsterniss und ähnlich verhält es sich, wie ich später fand, auch mit den
Blättern der Farnkräuter. Diese, wie man sieht, nicht ausnahmlose Ab-
hängigkeit der Chlorophyllbildung vom Licht hat früher vielfach zu der
irrthümlichen Annahme verführt, dass das Ergrünen der Blätter selbst schon
ein Assimilationsprocess und mit Abscheidung von Sauerstoff verbunden sei.
Eine ganz direkte Wiederlegung dieser Ansicht aber liegt schon in der Wahr-
nehmung, dass ganz schwaches Licht schon im Stande ist, im Finstern ent-
standene gelbe Blätter ergrünen zu lassen, obgleich dieses schwache Licht
bei Weitem nicht hinreicht, die ergrünten Chlorophyllkörner zur Assimilation
zu veranlassen. Diese wichtige und viel zu wenig beachtete Thatsache lässt
sich sehr leicht constatiren, wenn man Keimpflanzen z. B. von Bohnen, Mais,
Tropaeolum u. s. w. in Töpfen keimen lässt, welche an der Hinterwand eines
gewöhnlichen Wohnzimmers stehen: ihre ersten Blätter werden grün; dass
jedoch keine Assimilation erfolgt, zeigt die Wägung der getrockneten Pflan-

zen, welche ein geringeres Gewicht an organischer Substanz ergiebt als im Samen enthalten war. Dass aber das Ergrünen an und für sich kein Assimilationsprocess ist und ohne Kohlensäurezersetzung stattfindet, kann ferner mit Hilfe des hier abgebildeten Apparates bewiesen werden. Die unter die Glasglocke eingeführten, vorher im Finstern erwachsenen gelben Blätter werden, wenn der Apparat am Licht steht, grün, auch wenn der Teller mit starker Kalilauge gefüllt ist, welche die unter der Glocke befindliche Kohlensäure vollständig absorbirt.

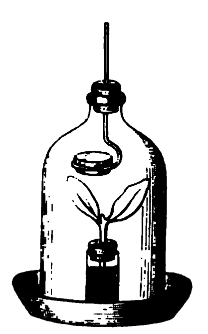


Fig. 219.

Endlich ist noch hervorzuheben, dass das Assimilationsorgan, auch wenn es vorher am Licht normal entwickelt worden ist, zwar zeitweilig im normalen Lauf der Dinge während je einer Nacht des Lichtes entbehren kann, ohne dadurch Schaden zu nehmen; allein länger, d. h. mehrere Tage oder Wochen andauernde Verdunklung, selbst nur tiefe Beschattung bewirkt eine Erkrankung der vorher grünen Zellen, die Chlorophyllkörner derselben werden zerstört, die Blätter werden gelb und verderben endlich vollständig; dies tritt sogar bei derselben schwachen Beleuchtung ein, bei welcher, wie vorhin erwähnt, dieselben Blätter früher ergrünt waren. Doch giebt es Pflanzen, deren grüne Organe selbst monatelang des Lichtes entbehren können, ohne zu verderben. So fand ich es z. B. bei manchen Cactusarten und Selaginellen; überhaupt ist die hier erwähnte Abhängigkeit vom Licht vorwiegend den rasch wachsenden Sommerpflanzen eigen.

Alle hier genannten Beziehungen des Assimilationsorganes zum Licht müssen ebenso wie die Unabhängigkeit des Wachsthums von diesem wohl beachtet werden, wenn man den wichtigen Satz richtig verstehen will, dass die Kohlensäurezersetzung und Assimilation im Chlorophyll eine Funktion des Lichtes ist. Es geht schon aus dem Gesagten hervor, dass nicht Licht von beliebiger Intensität das Nöthige leistet. Leider fehlt es an photometrischen Methoden, welche uns erlaubten, mit derselben Präcision, wie es bei Thermometerangaben betreffs der Temperatur möglich ist, diejenigen Lichtintensitäten genau und allgemein verständlich zu bezeichnen, welche bei der Assimilation in Betracht kommen. Die genauesten photometrischen Methoden, die von Bunsen begründete Methode besonders, geben uns nämlich nur Auskunft über die Intensität der stark brechbaren Lichtstrahlen, der sogenannten chemischen Strahlen, welche, wie ich nachher zeigen werde, bei der Assimilation nur ganz nebenbei in Betracht kommen. Wir müssen uns daher bei Angaben, welche die Intensität des zur Assimilation

nöthigen Lichtes betreffen, auf ganz andere Wege einlassen, die hier nicl ausführlich bezeichnet werden sollen. Nur soviel leuchtet ohne Weitere ein, dass zur Entscheidung gewisser Fragen von dem Gesetz Gebrauch ge macht werden kann, wonach bei doppelter Entfernung einer Fläche vo einem leuchtenden Punkt die Beleuchtungsintensität jener auf $^1/_4$, bei drei facher Entfernung auf $^1/_9$ u. s. w. sinkt und dass die Beleuchtungsintensitä einer Blattfläche zugleich von dem Sinus des Einfallswinkels abhängt. E würde uns viel zuviel Zeit kosten und schließlich doch zu keinem genü genden Resultat führen, auf diese Dinge näher einzugehen; es mag dahe genügen, dass die Assimilation durch Kohlensäurezersetzung bei den mei sten Pflanzen, ganz besonders bei Wiesenpflanzen, Kulturgewächsen, Bäu men, Gartenpflanzen der verschiedensten Art, nur dann mit normaler Kra und Ausgiebigkeit stattfindet, wenn das gewöhnliche, im Sommer herr schende Tageslicht den Pflanzen zu Gebote steht. Die viel geringere Licht-intensität in Gewächshäusern oder gar in gewöhnlichen Wohnzimmern genügt zwar bei den meisten Pflanzen noch, um eine weniger ausgiebige Assimilation in den grünen Blättern zu bewirken; die Schwächlichkeit der Pflanzen aber zeigt, wie wenig ausgiebig die Ernährung unter solchen Verhältnissen ist. Man beachte auch, dass eine ganz dicht an einem Fenster stehende Topfpflanze im besten Falle das von der Hälfte des Himmelsgewölbes zurückgestrahlte Licht empfängt und nur zeitweilig von direkten Sonnenstrahlen getroffen wird. Steht die betreffende Pflanze etwas weiter vom Fenster entfernt in einem Zimmer, so braucht man sich nur gerade Linien zu denken, welche von der Pflanze oder einem Blatt an die Ränder des Fensters und von dort geradeaus in den Himmelsraum verlaufen, um zn finden, wie groß derjenige Theil des letzteren ist, dessen Strahlen direkt auf die Blätter fallen; man erkennt dann, dass eine nur wenige Meter vom Fenster entfernte Zimmerpflanze nur einen sehr kleinen Theil des Himmelslichtes empfängt und von direkten Sonnenstrahlen gewöhnlich gar nicht getroffen wird; dementsprechend ist die Ernährung von Pflanzen mitten in einem Zimmer äußerst spärlich und eher oder später gehen sie regelmäßig zu Grunde. Andrerseits ist aber auch zu beachten, dass zwar viele Pflanzen nur an solchen Orten gut gedeihen, welche das volle Himmelslicht und die direkten Sonnenstrahlen erhalten, daneben aber auch solche existiren, die den Schatten der Wälder oder selbst die schwache Beleuchtung im Innern tiefer Höhlen vorziehen. Dahin gehören z. B. neben manchen Pyrolaarten viele Laub- und besonders Lebermoose; auch die ausschließlich in großen Meerestiefen wachsenden, also schwach beleuchteten Algen zeigen, dass sie bei geringeren Lichtintensitäten die Bedingungen ihres Gedeihens finden. So wie es für jede Lebensäußerung der Pflanzen eine obere Temperaturgrenze giebt, die ohne Schädigung nicht überschritten werden darf, so giebt es gewiss auch eine obere Grenze der Lichtintensität, bei welcher das Chlorophyllkorn seine Assimilationsthätigkeit nicht mehr vollbringen kann.

Natürlich lässt sich auch diese Intensitätsgrenze des Lichtes bei dem Mangel geeigneter photometrischer Methoden nicht genau angeben und wenn PRINGSHEIM umständliche Angaben über das Verhalten chlorophyllhaltiger Zellen im Focus einer Brennlinse oder, wie er es mit einem gezierten Ausdruck nennt, im Sonnenbild macht, so haben diese rein pathologischen Vorgänge ebensoviel physiologischen Werth, wie wenn Jemand aus irgend einem Grunde ein sogenanntes Sonnenbild durch eine Brennlinse auf die Retina seines Auges wollte einwirken lassen. Viel besser sind die Angaben einiger Beobachter, welche bei direktem Licht die Sauerstoffabscheidung einer und derselben Pflanze unter verschiedenen Beschattungsgraden stattfinden ließen und so constatirten, dass auch für diese Funktion eine maximale Wirkung bei einem Lichtoptimum stattfindet. Bei dem Mangel allgemein giltiger photometrischer Maßbestimmungen übergehe ich jedoch auch diese Angaben.

Viel besser als über die Kardinalpunkte der Lichtintensität, welche bei der Assimilation in Betracht kommen, sind wir unterrichtet über die verschiedenen Einwirkungen der einzelnen Bestandtheile des Sonnenlichtes. Bekanntlich ist das Sonnenlicht so wie das der meisten glühenden Körper ein Gemenge von sehr verschiedenen Lichtstrahlen, die sich durch ihre Brechbarkeit, d. h. durch die Ablenkung bei dem Eintritt in ein anderes Medium, sowie durch ihre chemischen Wirkungen unterscheiden und selbstverständlich musste sich den Naturforschern die Frage aufdrängen, ob und in welcher Weise diese verschiedenen Lichtstrahlen, aus welchen das Tageslicht gemengt ist, auf die Assimilation im Chlorophyll einwirken. Zur vorläufigen Orientirung für diejenigen, denen die einschlägigen Lehren der Physik nicht ganz geläufig sein sollten, mag hier folgendes erwähnt werden: lässt man durch einen schmalen Spalt etwa in dem Laden eines Zimmers Sonnenstrahlen einfallen, so gehen diese in Form eines geraden Bandes, welches man als leuchtenden Streifen in der staubigen Luft leicht sehen kann, durch den Raum hindurch; lässt man diesen leuchtenden Streifen oder Strahlenbündel durch ein dreikantiges Glasprima, dessen Kanten wir uns vertikal denken, hindurchgehen, so erfolgt zweierlei: erstens wird der Lichtstrahl von seinem geraden Wege abgelenkt, er fällt an eine ganz andere Stelle der Hinterwand des Zimmers als ohne das Prisma und zweitens statt des einen hellen Streifens, den der Sonnenstrahl an der Hinterwand ursprünglich darstellt, erscheint nunmehr ein horizontales, farbiges Band, das sogenannte Sonnenspektrum, in welchem die Regenbogenfarben, roth, orange, gelb, grün, blau, violett, in der Weise aufeinander folgen, dass der rothe Theil von dem geradelinigen Wege des Lichtstrahles am wenigsten, der violette am stärksten abgelenkt ist. In diesem Spektrum erscheinen bei geeignetem Verfahren eine Anzahl schwarzer Linien, welche senkrecht in dem horizontalen Farbenverband verlaufen, die soganannten FRAUNHOFER'schen Linien, welche, wie KIRCHHOFF und BUNSEN

gezeigt haben, durch Absorption gewisser Lichtstrahlen durch die glü
Dämpfe gewisser Metalle in der Sonnenatmosphäre entstanden sind
diesen fixen Linien im Sonnenspektrum, von denen die deutlichs
den Buchstaben *A*, *B*, *C*—*H* bezeichnet werden, kann man die O
bestimmte Wirkungen stattfinden, genauer bestimmen. Die Brech
und Farbe der verschiedenen Stellen des Spektrums ist, wie die Opti
eine Folge der verschiedenen Wellenlänge in den Schwingungen de
äthers, aus denen eben das Licht besteht. — Lässt man nun den du
Spalt eingedrungenen Sonnenstrahl durch ein Glasgefäß mit pa
Wänden hindurchgehen, in welchem eine dunkelblaue Lösung von I
oxydammoniak enthalten ist, so verschwindet in dem Spektrum de
rothe, gelbe und ein Theil des grünen Streifens: die blaue Lösung
entsprechenden Bestandtheile des Sonnenlichtes absorbirt, zurückg
oder zerstört. Bringt man an dieselbe Stelle ein Gefäß mit einer c
trirten Lösung von doppeltchromsaurem Kali, welche unserem Auge i
rothgelb erscheint, so sind aus dem Spektrum gerade diejenigen
vernichtet, welche vorhin du
blaue Lösung gegangen waren
in dem Spektrum erblicken w
noch das Roth-orange, Gel
einen Theil des Grüns, währe
und Violett verschwunden sin
haben also an diesen beiden F
keiten ein ausgezeichnetes Mit
aus dem Sonnenlicht die ein
die andere Hälfte auszuschalt
wir können mit Hilfe dieser
Lösungen also die Frage e
mentell beantworten, welch
kung die rothgelbe und welc
kung die blau-violette Häl
Spektrums bei der Kohlensä
setzung ausübt. Nach vorläufig
wenig lehrreichen Untersuc
DAUBENY'S (1836) habe ich 18
ausführliche Untersuchung üb
Frage angestellt[1]). In einem m
lensaurem Wasser angefüllte
cylinder befand sich eine W
pflanze, an deren Stengelque
der unter dem Einfluss des

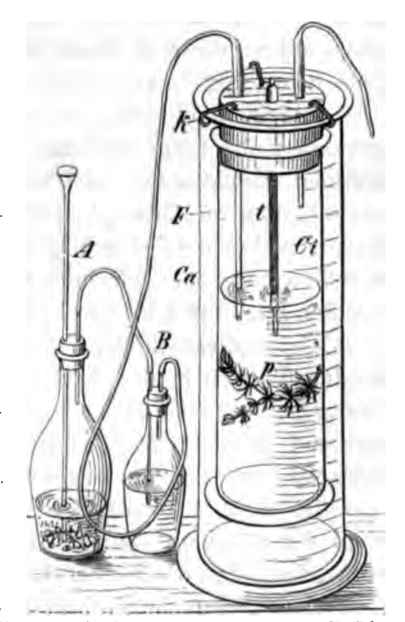


Fig. 220. In dem Glascylinder *Ci* liegt die Pflanze *p* in Wasser, in welches das Thermometer *t* eintaucht. Der Cylinder *Ci* wird in den größeren Cylinder *Ca* gesetzt und der Zwischenraum *F* mit der farbigen Flüssigkeit gefüllt; *k* Klammern, *A* Kohlensäureentbindung, *B* Waschflasche für die Kohlensäure.

abgeschiedene Sauerstoff in Form von Blasen regelmäßig austrat.
Cylinder wurde in einen zweiten, weiteren Cylinder gestellt u

Zwischenraum zwischen beiden mit der einen oder anderen der vorhin genannten Lösungen oder mit reinem Wasser gefüllt. Als Maß der Kohlensäurezersetzung in der Pflanze habe ich nach sorgfältiger Erwägung und Vorbereitung die Zahl der Blasen, welche in einer Minute aus dem Stengelquerschnitt hervorkommen, benutzt[5]). Die Beobachtung konnte nun in der Weise durchgeführt werden, dass unmittelbar nach einander die Pflanze je eine Minute lang im weißen, vollen Licht, im rothgelben oder im blau-violetten Licht abwechselnd unter Zählung der Gasblasen beobachtet wurde. Es stellte sich dabei heraus, dass in dem blau-violetten Licht nur sehr wenig Kohlensäure zersetzt wurde, während unter Berücksichtigung der Nebenumstände im rothgelben Licht die Wirkung beinahe ebenso stark war, wie im vollen Licht, welches durch reines Wasser ging. Dieses Resultat widersprach ebenso wie die schon früher von DAUBENY, DRAPER 1844, CLOEZ und GRATIOLET 1851 gemachten Beobachtungen der herkömmlichen Ansicht der Physiker und Chemiker, dass es gerade der blau-violette Theil des Spektrums sei, welcher fast allein photochemische Wirkungen hervorbringt; offenbar handelt es sich ja bei der Kohlensäurezersetzung in der Pflanze um eine photochemische Wirkung und doch sehen wir hier denjenigen Theil des Spektrums, der von Physikern als der chemisch wirksame bezeichnet wird, relativ unwirksam, die andere Hälfte des Spektrums aber ist hier die wirksame; ich constatirte diesen scheinbaren Widerspruch noch direkt dadurch, dass ich in den oberen Theil des die Pflanze enthaltenden Glascylinders einen kleinen Apparat einschaltete, der es mir ermöglichte, während der Beobachtung der Sauerstoffabscheidung gleichzeitig die Wirkung des farbigen Lichtes auf photographisches Papier zu beobachten. Ging nun das Licht durch die blau-violette Lösung, so war die Sauerstoffabscheidung in der Pflanze äußerst gering, während sich das photographische Papier intensiv bräunte; war dagegen die roth-gelbe Lösung eingeschaltet, so schied die Pflanze sehr viel Sauerstoff ab, während das photographische Papier nur wenig und schwach reagirte. — Es ist hier einfach zu erwähnen, dass es eben eine unrichtige Verallgemeinerung war, wenn man von Seiten der Physik und Chemie den blau-violetten Theil des Spektrums einfach als den chemisch wirksamen Theil desselben bezeichnete, weil nämlich die betreffenden Lichtstrahlen Silbersalze zersetzen und ein Gemenge von Chlor und Wasserstoff zur Bildung von Salzsäure veranlassen. Die von uns constatirte Wirkung des roth-gelben Lichts auf die Kohlensäurezersetzung widerspricht keiner Thatsache, sondern nur einer falschen Verallgemeinerung, indem sie zeigt, dass andere chemische Processe, welche im Chlorophyll stattfinden, auch von anderen Lichtstrahlen, nämlich den roth-gelben hervorgerufen werden. Was die Methode des Experimentirens betrifft, so habe ich später zweckmäßigere Einrichtungen getroffen: möglichst große, parallelwandige Glasgefäße, sogenannte Cuvetten, werden mit den fraglichen Lösungen gefüllt und gewissermaßen als Fenster in undurchsichtige Kästen eingesetzt,

in welche durch eine Hinterthür die zu beobachtende, in kohlensau
Wasser liegende Pflanze eingestellt wird.

Schon 1844 hatte DRAPER die Sauerstoffabscheidung aus grünen
tern in der Art beobachtet, dass er dieselben in kleine Glasgefäße ei
schlossen in verschiedene Regionen des Sonnenspektrums brachte un
Quantitäten des abgeschiedenen Sauerstoffes bestimmte, um so die
kungen der verschiedenfarbigen Theile des Sonnenlichtes kennen zu le
Er fand dabei, dass die Wirkung im rothen Theil eine äußerst schwach
im roth-orangen aber sich rasch erhebt, im gelb-grünen ein Maximum
reicht, um in dem Blau des Spektrums wieder auf ein äußerst geri
Quantum hinabzusinken. Dies stimmt offenbar mit den vorhin besc
benen Versuchen, wo das Licht durch farbige Lösungen ging. Denkt
sich das Sonnenspektrum als eine Abscissenlinie, über welcher die
DRAPER gefundenen Wirkungen als Ordinaten aufgerichtet sind, so ersc
nen die relativen Sauerstoffquantitäten, welche gleichzeitig in den versc
denen Regionen des Spektrums abgeschieden werden in Form einer Cu
welche im Roth beginnt, im Gelbgrün ihr Maximum erreicht und dann n
gegen das Blau hin wieder sinkt. Diese DRAPER'sche Curve, wie wir
Abhängigkeitsgesetz der Assimilation von den Lichtfarben nennen dür
wurde von PFEFFER 1870 eudiometrisch dann 1872 mit Hilfe der von
früher angewandten Blasenzählung genauer geprüft [6]). Das Resultat sei
Beobachtungen lässt sich am einfachsten aus der hier beigegebenen Fi

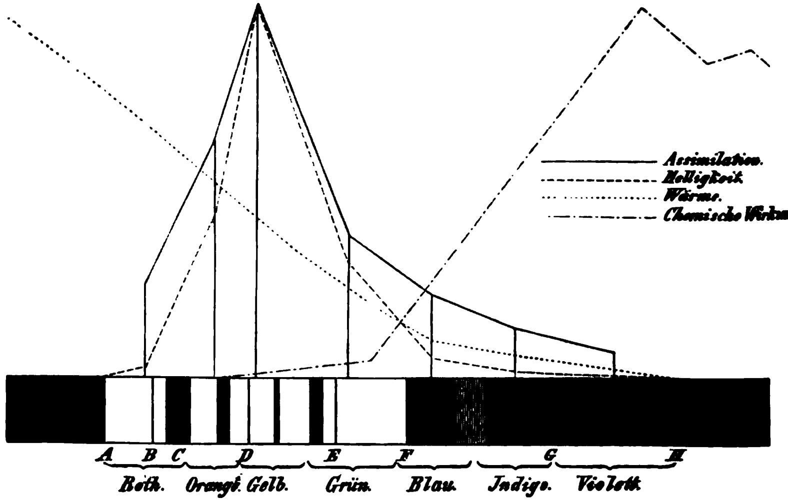


Fig. 221. Über dem Chlorophyllspektrum *A H* als Abscisse sind die Curven der Assimilation, Erwärm
fähigkeit, Helligkeit und chemischen Wirkung der Spektralregionen verzeichnet (nach PFEFFE

erkennen, in welcher die Wirkungen der verschiedenen Theile des S
trums nicht nur auf die Assimilation im Chlorophyll, sondern auch au
Erwärmung eines Thermometers, sowie auf die Zersetzung von Silbersa

und endlich auf unser Auge ausgerechnet sind. Man sieht sofort, dass die Sauerstoffabscheidung oder die Draper'sche Curve unmöglich durch die erwärmende oder durch die gewöhnliche chemische Wirkung des Spektrums verursacht sein kann, da jene jenseits des rothen Endes, diese aber im violetten ihr Maximum erreicht. Dagegen hat die merkwürdige Thatsache Einige irregeführt, dass nämlich die Curve der Helligkeit im Spektrum mit der Draper'schen Curve beinahe zusammenfällt: sie ließen sich dadurch zu der Annahme verführen, die Draper'sche Curve selbst sei eine Wirkung der Helligkeit; nun hat aber eine solche Auffassung überhaupt gar keinen Sinn, denn mit dem Worte Helligkeit bezeichnen wir in diesem Fall nichts Anderes als die Wirkung des Lichtes auf unser Auge, die möglicherweise auf die Augen verschiedener Thiere eine ganz andere sein könnte. Und jedem Verständigen leuchtet sofort ein, dass die Wirkung des Lichtes auf unser Auge unmöglich die Ursache von der Wirkung des Lichtes auf chlorophyllhaltige Zellen sein kann. Die ganze Annahme beruhte also auf reiner Gedankenlosigkeit. Den wahren und correkten Ausdruck für die Draper'sche Curve habe ich in der III. Auflage meines Lehrbuches aufgestellt in folgenden Worten: die durch das Chlorophyll vermittelte Sauerstoffabscheidung ist eine Funktion der Wellenlänge des Lichtes derart, dass nur Licht von Wellenlängen, welche nicht größer als $^{69}/_{100000}$ Millimeter und nicht kleiner als $^{40}/_{100000}$ Millimeter sind, die Sauerstoffabscheidung bewirkt: von beiden Extremen ausgehend steigt die Wirkung des Lichtes auf die Sauerstoffabscheidung, wenn seine Wellenlänge sich dem Werthe $^{59}/_{100000}$ Millimeter nähert, wo das Maximum der Wirkung liegt. Oder auch indem wir die mittleren Wellenlängen der farbigen Spektralregionen in 100000 Theilen des Millimeters gemessen zu Grunde legen: die Sauerstoffabscheidung wird von Lichtwellen bewirkt, deren geringste Länge mit circa 40 beginnt; sie steigert sich, wenn diese bis circa 59 steigt und nimmt wieder ab, wenn die Wellenlänge noch weiter steigt, um bei einer Wellenlänge von circa 69 fast Null zu werden. Wir haben also ein ähnliches Verhalten wie bei der von mir zuerst aufgestellten Temperaturcurve: wie bei dieser die von der Temperatur abhängigen Funktionen der Pflanze erst bei einer gewissen Intensität der Wärmeschwingungen beginnen, mit zunehmender Intensität steigen, bei einer Optimaltemperatur das Maximum der Wirkung eintritt, um bei noch weiter zunehmender Wärmeintensität wieder bis Null herabzusinken, so zeigt sich also an der Draper'schen Curve, dass die Sauerstoffabscheidung der Pflanzen bei einer gewissen kleinen Wellenlänge beginnt, mit zunehmender Wellenlänge sich steigert, dass $^{59}/_{100000}$ Millimeter Wellenlänge ungefähr das Optimum darstellen, bei welchem das Maximum der Wirkung eintritt, und dass bei weiterer Steigerung der Wellenlänge die physiologische Wirkung nach Null hinabsinkt.

Wenn diese Resultate anscheinend nur ein rein theoretisches Interesse haben, so ist doch nicht zu vergessen, dass sie bei Beurtheilung gewisser

Lebensverhältnisse der Pflanzen von praktischem Werth sein könne Pflanzen z. B., welche im tiefen Waldesschatten wachsen, werden von eine Licht getroffen, welches zum großen Theil durch die durchscheinend Blätter der Bäume hindurchgegangen ist und im Chlorophyll der letzter einen großen Theil seiner gelben, blauen, violetten und ultraviolett Strahlen verloren hat; ebenso bekommen die in großen Meerestiefen wac senden Pflanzen ein anders zusammengesetztes Licht als die Landpflanze dem vorwiegend die stark brechbaren Strahlen fehlen; dagegen beruht auf einem Irrthum, wenn man Gewächshäuser durch blaue Verglasung verbessern suchte, indem man von der unrichtigen Annahme ausging, da so den Pflanzen vorwiegend blaues Licht zugeführt werde und von d weiteren irrigen Annahme, dass gerade das blaue Licht, weil es zum soge nannten chemischen Theil des Spektrums gehört, der Pflanze nützlich sei müsse; nun ist aber oben gezeigt worden, dass letzteres nicht der Fall ist und zudem lassen blaue Glasscheiben höchstens ebensoviel blaues Licht hindurchtreten, wie farblose. Dass sie blau erscheinen, geschieht nur, weil sie vorwiegend gelbes Licht zerstören, und gerade dieses gelbe Licht haben wir ja als den wirksamen Bestandtheil des Tageslichtes bei der Ernährung der Pflanze kennen gelernt. Die Wirkung blauer Verglasung an Gewächshäusern ist also geradezu schädlich, sie beruht auf falschen Schlussfolgerungen aus unrichtig constatirten Thatsachen. — Endlich kommt die Frage nach der Wirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf die Ernährung der Pflanzen auch dann in Betracht, wenn statt des gewöhnlichen Sonnenlichtes künstliche, irdische Lichtquellen zur Beleuchtung der Pflanzen benutzt werden, was freilich bis jetzt nur im Interesse wissenschaftlicher Forschung geschieht. Es ist theoretisch gewiss und durch Experimente constatirt, dass elektrisches Licht, also das glühender Elektroden, ebenso Lampenlicht und dergl., wenn es nur hinreichend intensiv ist, Sauerstoffausscheidung aus chlorophyllhaltigen Organen bewirken kann, wobei jedoch nicht zu vergessen ist, dass jede derartige Lichtquelle ein anderes Gemenge der verschieden brechbaren Strahlen oder auch mit anderen Worten ein anderes Spektrum besitzt und nach dem vorhin Gesagten wird caeteris paribus jede vorwiegend an gelben Strahlen reiche Lichtquelle eine kräftigere Assimilation bewirken.

Wir treten nun schließlich in die Beantwortung der vierten Eingangs genannten Frage ein, die sich kurz dahin beantworten lässt, dass das erste sicher zu constatirende Produkt der Assimilation in den Chlorophyllkörnern die Stärke (das Amylum) oder eine andere ihr gleichwerthige Substanz ist. Früher hatte man in dieser Beziehung sehr unbestimmte Vorstellungen: man dachte sich, wie aus den Äußerungen der älteren Physiologen und Chemiker hervorgeht, dass in den grünen Organen der Pflanzen ein ganz unbestimmter, nicht näher zu charakterisirender, vielleicht aus verschiedenen Dingen zusammengesetzter Urschleim entstehe, den man auf seinen

Wege in der lebenden Rinde der Bäume wiederzuerkennen glaubte und von dem man annahm, dass er in die verschiedenen Organe und Gewebe eindringend erst dort in die zahlreichen, verschiedenen, bekannten chemischen Verbindungen zerfalle, die man an verschiedenen Stellen der Pflanze vorfindet. In einer längeren Reihe von mikrochemischen und experimentellen Untersuchungen über die Vertheilung der Stärke und des Zuckers, der Eiweißsubstanzen, der Fette und ihres Verbrauches bei dem Wachsthum wurde ich 1862 schließlich zu der Annahme geführt [7]), dass die bereits von NAEGELI und MOHL in den Chlorophyllkörnern beobachteten Stärkeeinschlüsse als die ersten wahrnehmbaren Assimilationsprodukte, welche bei der Zersetzung der Kohlensäure entstehen, zu betrachten seien. Ich sagte mir, dass, wenn diese Ansicht die richtige sei, durch Abschluss des Lichtes die Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern aufhören müsse, weil dann die Kohlensäurezersetzung nicht mehr stattfindet, dass ebenso der erneute Zutritt des Lichtes zu den Chlorophyllkörnern auch erneute Stärkebildung in denselben bewirken müsse. Diese und ähnliche Folgerungen wurden durch geeignete Versuche bestätigt und noch mehr als das: ich hatte schon aus meinen früheren mikrochemischen Analysen ganzer Pflanzen in den verschiedensten Vegetationsstadien geschlossen, dass die in den Blattstielen, Stengeltheilen wachsender Knospen u. s. w. auf Wanderung begriffenen und dann verbrauchten Massen von Stärke und Zucker u. s. w. aus den grünen assimilirenden Blättern herbeigeführt werden, dass also, wenn in diesen letzteren die Assimilation aufhört, auch die Stärke aus den Chlorophyllkörnern selbst verschwinden müsse. Auch diese Folgerung erwies sich als richtig. Es wäre hier nicht der geeignete Ort, die zahlreichen, zum Theil direkten, zum Theil indirekten Beweise ausführlich wiederzugeben, welche ich in den Jahren 1862—1865 beibrachte, um den Satz zu constatiren, dass die in den Chlorophyllkörnern normal vegetirender Pflanzen beobachteten Stärkekörnchen die Produkte der Assimilation sind, dass sie, nach ihrer Entstehung unter dem Einfluss des Lichtes, aufgelöst, aus den Blättern durch die Stiele derselben in die Sprossaxen, von dort in die Knospen und Wurzelspitzen fortgeführt werden, um das Material zum Wachsthum der Organe zu liefern und dass ein Theil dieses ursprünglichen Assimilationsproduktes bei dem Stoffwechsel zur Bildung von Eiweißsubstanzen benutzt wird, während andrerseits Fette durch relativ geringe Veränderungen aus den Kohlehydraten, also schließlich aus der assimilirten Stärke entstehen können. Es tauchte der Gedanke auf, dass es bei der Ernährung der Pflanzen zunächst nur darauf ankommt, in den chlorophyllhaltigen Zellen unter Mitwirkung gewisser Mineralstoffe, welche von den Wurzeln aufgenommen werden, unter dem Einfluss des Lichts Kohlensäure zu zersetzen und auf Kosten ihres Kohlenstoffes eine organische Substanz, eben die Stärke, zu erzeugen, die dann gewissermaßen das Ausgangsmaterial darstellt, aus welchem durch fortgesetzte chemische Veränderungen alle

übrigen organischen Substanzen der Pflanze hervorgehen und diese .
nahme hat sich im Laufe von 20 Jahren mehr und mehr als die rich
consolidirt.

Anmerkungen zur XVIII. Vorlesung.

1) Dass das grüngefärbte Protoplasma, das Chlorophyll, das Organ der Assim tion ist, wurde gegenüber den ganz unbestimmten Äußerungen der früheren Phy logen, wonach die grünen Pflanzen eine Tagesathmung mit Sauerstoffabscheidung eine Nachtathmung mit Kohlensäurebildung besitzen sollten, nach den Zweifeln, wel selbst der ausgezeichnete THEODOR DE SAUSSURE an der Bedeutung des Chlorophylls he zuerst von mir mit Bestimmtheit in meiner Exp.-Phys. 1865 pag. 319 ausgesproc indem ich ausdrücklich hervorhob: »Es ist eine auffallende Erscheinung in der schichte der Pflanzenphysiologie, dass man das Chlorophyll nicht längst mit bestimn Worten als das Organ der Sauerstoffabscheidung bezeichnet hat.«

2) K. BRANDT, Über das Zusammenleben von Thieren und Algen in: »Verha der physiol. Gesellsch. zu Berlin« 2. Dezember 1881.

3) Über das Verhalten des Chlorophylls im Finstern vgl. meine Exp.-Phys. p 317 und PFEFFER, Pfl.-Phys. pag. 221. — Über Abhängigkeit der Chlorophyllbildung v der Temperatur siehe SACHS, Flora 1864 pag. 497 und 1862 pag. 129.

4) SACHS, Wirkungen farbigen Lichtes auf Pflanzen, Bot. Zeitg. 1864, pag. 353, auch die ältere Literatur zusammengestellt ist.

5) Über die von mir angewendete, später vielfach discutirte Methode des Blase zählens vgl. PFEFFER, Pfl.-Phys. pag. 215.

6) PFEFFER, Untersuchungen über Assimilation unter farbigem Licht sind ihr Inhalt nach zusammengestellt in dessen Pfl.-Phys. 1881, pag. 211.

7) Meine Theorie, wonach die Stärke im Chlorophyll das erste nachweisbare As milationsprodukt ist, wurde in meinen folgenden Arbeiten begründet: »Flora 18 Nr. 11 und 21 und 1863, pag. 33. — Bot. Zeitg. 1862, pag. 366. — Jahrb. für wiss. B 1863, III. pag. 199. — Exp.-Phys. 1865, pag. 320.«

XIX. Vorlesung.

Entstehung der Stärke im Chlorophyll und in den Stärkebildnern; weitere Schicksale des Chlorophylls.

Dass die Stärke im Chlorophyll durch den Assimilationsprozess d. h. bei der Zersetzung der Kohlensäure unter dem Einfluss des Lichtes entsteht und dass sie das erste bis jetzt mit Sicherheit bekannte Assimilationsprodukt darstellt, wurde schon am Schluss der vorigen Vorlesung ausgesprochen. Heute soll es meine Aufgabe sein, diese Thatsache weiter zu begründen.

Lässt man Keimpflanzen z. B. von Kürbissamen, Sonnenrosen, Mais und Gartenbohnen oder die Keimtriebe von Dahlien und Helianthus tuberosus in einem finsteren Raum bei genügend hoher Temperatur (15—25° C.) so lange wachsen, bis endlich die weitere Entwicklung aufhört, so ist das Gewebe dieser etiolirten Sprosse, sowie auch der Wurzeln endlich ganz entleert von assimilirten Stoffen, die Pflanzen bestehen in diesem Fall fast nur noch aus Zellhäuten, Protoplasma und Wasser; vor Allem aber enthalten die gelben, kleinen Chlorophyllkörner in den Blättern keine Spur von Stärke weder in dem Chlorophyll noch in den sonstigen Organen und Geweben. Stellt man nun aber diese bereits ergrünten Pflanzen oder auch die unmittelbar aus dem dunklen Raum genommenen an ein helles Fenster, so entsteht in den vorher ergrünten Chlorophyllkörnern Stärke, anfangs in äusserst geringer Menge, die aber bei intensivem Licht sich rasch vermehrt. Nach Verlauf von mehreren Tagen, je nach der Temperatur nach 6—20 Tagen, findet man die Stärke im Chlorophyll massenhaft, dann aber auch in gewissen Gewebeschichten der Blattstiele und Sprossaxen, sie lässt sich verfolgen bis in die Knospen, deren junge Blätter nun auch von Neuem zu wachsen beginnen, denn die im Chlorophyll erzeugte Stärke liefert nunmehr das Material, aus welchem die Gewebemassen neuer Organe sich bilden können. Durch Untersuchungen dieser Art gelang es mir, 1862 zuerst den experimentellen Beweis [1]) für die Stärkebildung im Chlorophyll unter

dem Einfluss des Lichtes als erstes sichtbares Assimilationsprodukt nachz weisen. 1863 und 1864 überzeugte ich mich davon [2]), dass die im Chloroph normal entwickelter Blätter enthaltene Stärke durch länger andauern Verdunklung wieder verschwinden kann und dass man im Stande ist, denselben Chlorophyllkörnern durch abermalige Beleuchtung von Neue Stärkebildung hervorzurufen. Ich machte diese Versuche mit Begon Tabak und Geranium peltatum, und zwar so, dass die ganzen Pflanzen einen dunklen Raum gestellt wurden, bis die Stärke aus dem Chloroph der Blätter verschwunden war, um dann, nachdem die Pflanzen wied dem Licht ausgesetzt waren, neue Stärkebildung hervorzurufen. Bei de ersten Versuchen mit Begonia waren nur einzelne Theile der Blätter m schwarzem Papier beiderseits bedeckt worden und es fand sich, dass d Stärke nur an diesen Stellen aus dem Chlorophyll der Blätter verschwan Ich benutze gegenwärtig diese Form des Experiments, um in meinen Vo lesungen über Pflanzenphysiologie den Einfluss des Lichtes auf die Stärke bildung oder besser der Dunkelheit auf das Verschwinden der Stärke z demonstiren: es genügt nämlich im Sommer, an im Topf erwachsenen Pflanzen mit geeigneten großen Blättern, etwa Tabak, Mais, Canna u. dgl., ein breites Band von Staniol oder Blei fest aufzulegen, ohne die Pflanzen dem Licht zu entziehen. Nach einigen Tagen schneidet man die betreffenden Blätter ab, wirft sie auf einige Minuten in kochendes Wasser, um sie zu tödten und die Stärke im Chlorophyll zu verkleistern. Sodann legt man sie auf einge Stunden in starken Alkohol, der den Chlorophyllfarbstoff wegnimmt; die nunmehr farblos gewordenen Blätter bringt man endlich in ein Gefäß mit schwach alkoholischer, hellbrauner Jodlösung. Nach kurzer Zeit erscheinen nun die nicht beschatteten Stellen des Blattes schwarzblau von der gebildeten Jodstärke; die durch das Staniolband verdunkelt gewesene Stelle bleibt dagegen farblos, weil eben die Chlorophyllkörner dort keine Stärke mehr enthalten.

Dieser Versuch beweist noch eine andere Thatsache, dass nämlich die Wirkung des Lichtes eine streng lokale ist und sich nicht auf benachbarte, verdunkelte Stellen fortpflanzt. Aber auch die Wirkung der Kohlensäure ist eine streng lokalisirte, wie 1878 MOHL [3]) gezeigt hat. Die Blätter erzeugen nur an den Stellen, wo sie unmittelbar mit kohlensäurehaltiger Luft in Berührung stehen, Stärke. Wird z. B. die Hälfte eines Blattes in einen Raum eingeführt, dessen Luft von Kohlensäure gereinigt ist, während die andere Hälfte in gewöhnlicher Atmosphäre verbleibt, beide Hälften aber gleichmäßig beleuchtet, so entsteht die Stärke im Chlorophyll nur an der zuletzt genannten Hälfte, die andere erzeugt keine. Führt man die Blätter einer in Gartenerde eingewurzelten Pflanze in einen Raum, der keine Kohlensäure enthält, so entsteht auch hier selbst bei günstiger Beleuchtung keine Stärke im Chlorophyll. Diese Versuche beweisen, dass die von den älteren Physiologen bis auf die neueste Zeit gehegte Ansicht, als ob die Kohlen-

säure von den Wurzeln aus in die Blätter geführt dort assimilirt würde, durchaus ungerechtfertigt ist.

In manchen Fällen ist es unmöglich, in den Chlorophyllkörnern Stärke als Assimilationsprodukt direkt nachzuweisen. So fand ich es früher in den Blättern unserer gemeinen Küchenzwiebel (Allium Cepa), wo aber große Massen von Glykose (Zucker) in Folge der Assimilation sich nachweisen lassen. Überhaupt hat diese Pflanze nicht die Neigung, Stärke zu bilden, auch der Reservestoff in ihren Zwiebeln besteht aus Glykose. Später fiel es auf, dass auch in den Blättern von Strelitzia und Musa für gewöhnlich keine Stärke im Chlorophyll, sondern fette Öle gefunden werden. Die Annahme jedoch, als ob hier das erste Assimilationsprodukt des Chlorophylls nicht Stärke, sondern Fett sei, wurde von Holle und Godlewski widerlegt[4]), indem sie zeigten, dass die Kohlensäurezersetzung auch bei diesen Pflanzen ein der Kohlensäure gleiches Volumen Sauerstoff liefert, was bei unmittelbarer Fettbildung nicht möglich wäre und dass bei besonders günstigen Assimilationsbedingungen, nämlich bei Zusatz größerer Kohlensäuremengen zur umgebenden Luft bei kräftiger Beleuchtung, wirklich Stärke im Chlorophyll nachgewiesen werden kann. Es scheint also, was auch für einige Vaucheria-Arten gelten dürfte, dass bei manchen Pflanzen die im Chlorophyll erzeugte Stärke sich alsbald in Fett umwandeln kann — ein Vorgang, der durchaus nichts Überraschendes darbietet, da ich schon 1859 und später an zahlreichen Beispielen gezeigt habe[5]), dass Verwandlung von Fett in Kohlehydrate und von Kohlehydraten in Fett in den Pflanzen eine ganz gewöhnliche Erscheinung ist, und was die Glykose bei Allium betrifft, so ist einfach zu beachten, dass es in der Pflanze überhaupt wenig auf sich hat, ob die chemischen Prozesse Stärke oder Zucker zum Vorschein bringen, wie wir noch weiter in der folgenden Vorlesung sehen werden.

Leichter als in den Blättern der hochorganisirten Pflanzen lässt sich die Stärkebildung im Chlorophyll in den sehr einfach organisirten Algen nachweisen. So fand Kraus 1867, dass in vorher dunkel gehaltenen und stärkefrei gemachten Spirogyren bei Beleuchtung unter dem Mikroskop schon nach 5 Minuten im direkten Sonnenlicht, nach 2 Stunden im diffusen Tageslicht Stärkebildung nachzuweisen war und ähnliche Resultate ergaben sich bei Moosblättern (Funaria) und der Wasserpflanze Elodea. Da ferner festgestellt war, dass die Assimilation im gelben Licht viel energischer als im blauen verläuft, so konnte Famintzin 1867 auch nachweisen, dass unter dem Einfluss des gelben Lichtes rascher Stärke gebildet wird als unter dem des blauen.

Wenn meine oben bezeichneten Untersuchungen, die ich in meiner »Experimental-Physiologie« zusammenfasste, auch keinen Zweifel darüber lassen konnten, dass die Stärke oder ein ihr gleichwerthiger Stoff als das erste sichtbare Assimilationsprodukt zu betrachten sei, so war es doch immerhin eine willkommene Bestätigung meiner Theorie, als Godlewski

1873 durch ebenso einfache als sinnreiche Versuche bewies[6]), dass in einer Atmosphäre, welche keine Kohlensäure enthält, auch keine Stärke in den Chlorophyllkörnern am Licht erzeugt wird. Ebenso fand er, dass die im Chlorophyll entstandene Stärke nicht bloß im Finstern, sondern auch bei intensivem Licht verschwindet, wenn die umgebende Luft keine Kohlensäure enthält. Von ganz besonderem Gewicht aber ist die von Godlewski festgestellte Thatsache, dass eine Steigerung des Kohlensäuregehaltes der Luft bis auf 8 % bei intensivem Licht eine vier- bis fünfmal ausgiebigere Stärkebildung bewirkt, während im diffusen Licht die Wirkung viel geringer ist; sehr große Kohlensäuremengen in der Luft hindern dagegen die Stärkebildung um so mehr, je geringer die Lichtintensität ist[7]). Diese Angaben sind um so werthvoller als Godlewski schon früher durch eine ausführliche Untersuchung in meinem Laboratorium festgestellt hatte, dass Blätter (von Glyceria spectabilis, Typha latifolia und Oleander) bei höherem Kohlensäuregehalt der Luft von 5—10 % unter intensiver Beleuchtung ein Maximum der Sauerstoffabscheidung darbieten.

Auf Grund all' dieser Thatsachen kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass die Stärke in den Chlorophyllkörnern als das erste deutlich wahrnehmbare Assimilationsprodukt zu betrachten ist; dass dieselbe aber sowohl im Licht wie in der Dunkelheit einer beständigen Auflösung unterliegt und in irgend einer Form von den assimilirenden Organen aus in die Gewebe der Pflanze sich verbreitet, um dort entweder unmittelbar zum Wachsthum neuer Organe verwendet zu werden oder als Reservestoff in die Samenkörner, Knollen, Zwiebeln, Wurzelstöcke, Rinde und Holz der Bäume aufgenommen zu werden, oder um das Material zur Bildung anderer organischer Verbindungen, besonders auch zur Synthese der Eiweißstoffe zu liefern.

Da meiner Theorie entsprechend durch die Stärkebildung im Chlorophyll der Assimilationsorgane die Grundlage für die gesammte organische Substanz einer normalen Pflanze geliefert wird, vor Allem der gesammte Kohlenstoff einer Pflanze, er mag sich später in irgend beliebiger Form organischer Verbindungen vorfinden, ursprünglich in der Form von Stärke auftritt, so erscheint die Frage von besonderem Interesse, wie groß wohl die Leistungen des assimilirenden Chlorophylls unter bestimmten, zunächst normalen Beleuchtungsbedingungen sein mögen. Die Frage lässt sich jedoch bis jetzt nur einigermaßen annähernd beantworten, da man eben nicht einzelne Chlorophyllkörner zu derartigen Beobachtungen verwenden kann, ja nicht einmal einzelne Zellen, denn auch die vereinzelten Algenzellen würden sich für quantitative Bestimmungen nicht eignen. Auch ist die Vermuthung nicht ausgeschlossen, dass die quantitative Leistungsfähigkeit gleich großer und gleich gefärbter Chlorophyllkörner vielleicht einer jeden Pflanzenart specifisch eigenthümlich sein könnte und manche Wahrnehmungen machen eine solche Annahme fast wahrscheinlich: wenn im Laufe

von circa 100 Sommertagen aus dem winzigen Keimpflänzchen eines Tabaksamens sich eine mächtige Pflanze entwickelt, deren Trockengewicht 2—3 Kilo erreichen kann, während aus dem viel größeren Samen z. B. einer Tanne in gleicher Zeit ein kleines Pflänzchen entsteht, dessen Trockengewicht nur wenige Gramme beträgt, so kann man unter den sehr zahlreichen Ursachen, welche diese Verschiedenheit möglicherweise bewirken, auch daran denken, dass vielleicht die Thätigkeit der Chlorophyllsubstanz selbst im ersten Falle eine viel ausgiebigere sei als im letzten; hier jedoch wäre nicht der Ort, auf eine so schwierige Frage tiefer einzugehen. Zunächst ist es immerhin schon erwünscht, auch nur ungefähr zu wissen, wie groß die Masse der im Chlorophyll assimilirten Stärke unter günstigen Umständen sein kann. Derartige Erwägungen bestimmten mich 1878 meinen damaligen Assistenten Doct. Weber zu einer experimentellen Untersuchung zu veranlassen, wo zunächst nur die Frage entschieden werden sollte, wie groß das Quantum der assimilirten Stärke in einer Zeiteinheit z. B. in 10 Tagesstunden bei günstiger Beleuchtung im Sommer innerhalb einer willkürlich angenommenen Blattfläche z. B. in einem Quadratmeter derselben sei[6]). Auch in dieser sehr vereinfachten Form bietet die Beantwortung der Frage noch immer große experimentelle Schwierigkeiten dar, vorwiegend deshalb, weil die anfangs von wenigen Blättern assimilirte Stärke bei den Versuchspflanzen sofort wieder zur Bildung neuer Assimilationsorgane verwendet wird: die Blattfläche vergrößert sich von Stunde zu Stunde und von Tag zu Tag, ältere Blätter hören auf zu assimiliren und jüngere beginnen das Geschäft; es müssen also beständig Blattmessungen das Wachsthum der Pflanze begleiten — eine äußerst mühsame Arbeit. Man kann freilich auch so verfahren, dass eine schon mit großer Assimilationsfläche versehene Pflanze verhindert wird, dieselbe zu vergrößern und ihre Assimilationsprodukte in Sprossen zur Verwendung zu bringen, welche sich im Finstern entwickeln, also bei der Assimilation dann unbetheiligt sind. Aber auch hier treten manche Schwierigkeiten ein. Nach der ersten Methode fand nun Weber bei vier Pflanzenarten, welche sich durch dünne relativ große Blätter, durch rasches Wachsthum und bedeutende Gewichtszunahme in kurzer Zeit auszeichnen, dass ein Quadratmeter Blattfläche in 10 Tagesstunden folgende Quantitäten von Stärke erzeugt, nämlich

bei	Tropaeolum maius . . .	4,466 Gramm
„	Phaseolus multiflorus . .	3,215 „
„	Ricinus communis . . .	5,292 „
„	Helianthus annuus . . .	5,559 „

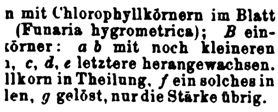
Es ist jedoch noch zu bemerken, dass bei der Berechnung die in der Trockensubstanz enthaltene Asche in Abzug gebracht und der Verlust an organischer Substanz durch Athmung in Anrechnung gebracht wurde, denn die Gewichtszunahme einer Pflanze an organischer Substanz ist in der That nur

die Differenz zwischen derjenigen Quantität, welche durch Assimilation gewonnen, und der allerdings viel geringeren, welche durch Athmung verloren wird. Bei dieser Gelegenheit will ich jedoch nicht versäumen, nachträglich darauf hinzuweisen, dass auch die jedesmalige Stärkemenge, welche man in den Chlorophyllkörnern zufällig nachweisen kann, auch nur momentane Gültigkeit besitzt, denn die im Chlorophyll durch Assimilation entstehende Stärke wird beständig aufgelöst sowohl am Licht, wie im Dunkeln und in die übrigen Theile der Pflanze fortgeführt: bei starker Assimilation überwiegt nun die Anhäufung im Chlorophyll, bei anhaltender Dunkelheit oder schwacher Beleuchtung dagegen überwiegt die Auflösung und Fortführung der Stärke, die es eben ermöglicht, zum Zweck von Experimenten die Chlorophyllkörner stärkefrei zu machen. — Weber's Versuche wurden jedoch nicht in freier Luft, sondern in einem Gewächshaus angestellt, dessen Beleuchtung zwar eine sehr kräftige, aber doch nicht die normale des freien Landes war. Wir dürfen daher annehmen, dass im letzteren Fall die Assimilation ausgiebiger gewesen sein würde, um so mehr, als die Pflanzen im freien Land auch ihre Wurzeln normaler entwickeln können als bei Weber's Versuchen, wo dieselben in Töpfe eingeschlossen waren. Diese Vermuthung bestätigt sich einigermaßen durch Kreussler's allerdings nach ganz anderer und ungenauerer Methode angestellte Messungen, wonach Maispflanzen bis zu 7 Gramm Stärke unter den oben angegebenen Bedingungen pro Quadratmeter in 10 Stunden lieferten, und spätere in meinem Institut gemachte Beobachtungen an im freien Land eingewurzelten Kürbispflanzen ergaben sogar eine wahrscheinliche Ziffer von 8 Gramm Stärke pro Tag und Quadratmeter Blattfläche, was in 100 Tagen immerhin erst 800 Gramm Trockensubstanz ergeben würde, während ich bei einer Sonnenrose (Helianthus annuus) in 100 Tagen bis über 1400 Gramm Trockensubstanz erhielt, obgleich die Belaubung in den ersten 50 Tagen sicherlich weniger als einen halben Quadratmeter und auch später noch keinen ganzen Quadratmeter betrug; es ist also zu erwarten, dass die Assimilationsenergie unter Umständen noch beträchtlich größer sein kann als 8 Gramm pro Tag und Quadratmeter Blattfläche. Immerhin geben die genannten Zahlen schon ein ungefähres Bild von der gewaltigen Leistung, welche eine belaubte Baumkrone z. B. der Rosskastanie, des Wallnussbaumes u. dgl. im Laufe eines Sommers erreichen muss, in welchen Fällen die Hauptmasse des Assimilationsproduktes in Form von Holz sich ablagert, wogegen z. B. bei Erbsen, Bohnen, Getreidearten ein großer Theil desselben in Früchte und Samen wandert, während wir die Assimilationsprodukte der Kartoffelpflanze zum großen Theil in den Kartoffelknollen, die der Runkelrübe in der mächtigen, zuckerreichen Wurzel vorfinden.

Nachdem wir nun so die Leistungen des Chlorophylls zuerst nach ihren äußeren Bedingungen und dann der Quantität nach kennen gelernt haben, legen wir uns nun die Frage vor, was bei diesen Vorgängen im Chlorophyll-

ıtattfindet. Es ist dabei zu unterscheiden zwischen den unmit-
ıaren Veränderungen, welche mit Hülfe des Mikroskopes und





n mit Chlorophyllkörnern im Blatt (Funaria hygrometrica); *B* ein- körner: *a b* mit noch kleineren ı, *c*, *d*, *e* letztere herangewachsen. llkorn in Theilung, *f* ein solches in len, *g* gelöst, nur die Stärke übrig.

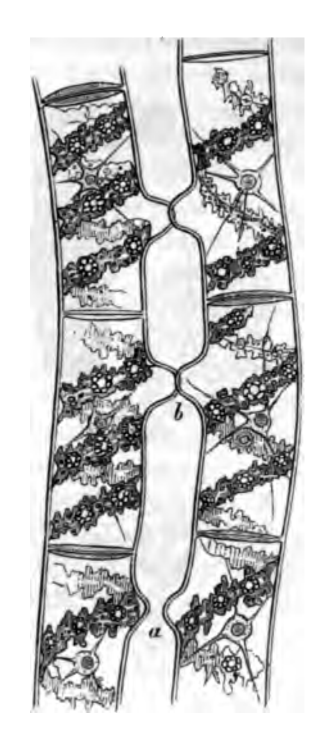


Fig. 223. Zwei in Conjugation begriffene Spirogyra-fäden; Chlorophyllband mit Stärkekörnergruppen.

cher Reaktionen kenntlich werden und andrerseits den chemi-
sen in der Substanz des Chlorophyllkorns, die man überhaupt
sondern nur aus ihren Resultaten und Bedingungen erschließen
ı wir uns zuerst an die sichtbaren Veränderungen, so zeigen
obachtungen von Naegeli und mir, dass in der anfangs ganz
;rünen Substanz zuerst äußerst kleine Stärkekörnchen sichtbar
meist zu zwei bis drei oder vielen in der Chlorophyllmasse des
ɜut sind. Sie vergrößern sich und indem sie einander wachsend
latten sie sich ab und legen sich mit ebenen Flächen dicht an
ıhrend ihre freien Seiten gerundet bleiben und sich mehr oder
der Form des Chlorophyllkorns selbst richten; zuweilen wach-
h auch, wenn sie am Umfang entstehen, aus dem Chlorophyll-
Ich machte auch schon vor fast 20 Jahren darauf aufmerksam,

dass unter Umständen, wenn die Blätter z. B. des **Tabaks** und **der Erbse** ohne zu erkranken gelb werden, die Stärkekörner im Chlorophyll so stark heranwachsen, dass das letztere von ihnen so zu sagen ganz verdrängt wird und schließlich an Stelle eines Chlorophyllkorns ein aus mehreren Körnern zusammengesetztes Stärkekorn liegt (vgl. Fig. 224).

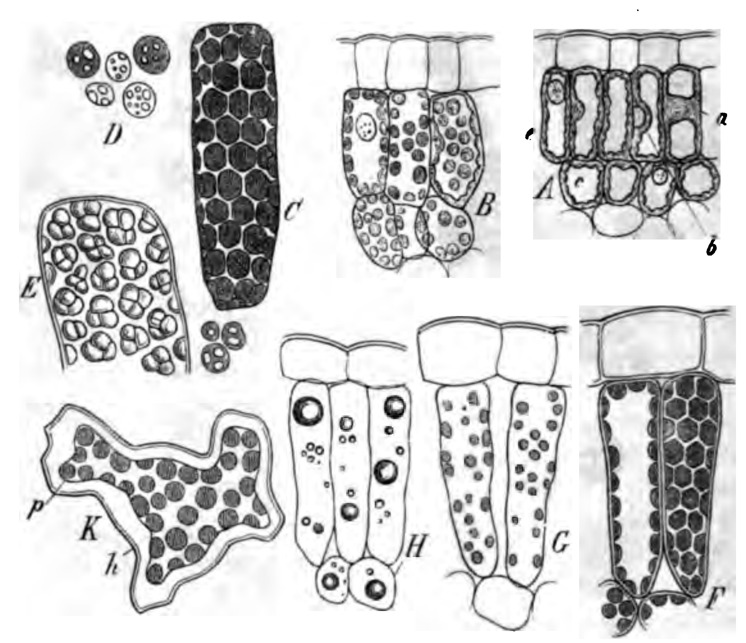


Fig. 224. *A* Zellen aus einem etiolirten Blatt von Dahlia variabilis, *B* ebenso, ältere mit gelben Chlorophyllkörnern; *C* die vorher gelben Chlorophyllkörner sind am Licht ergrünt und gewachsen; *D* beginnende Stärkebildung; *E* weit fortgeschrittene Stärkebildung in diesen. — *F* aus dem Blatt von Tropaeolum majus; *G* und *H* Destruktion des Chlorophylls (von welchem in *H* nur noch gelbe Öltropfen übrig sind) wenn die Blätter im Herbst gelb werden. — *K* eine Zelle aus dem Blatt von Vicia Faba nach Contraktion des Protoplasmasackes *p*; *h* die Zellhaut.

Sehr werthvolle Beiträge zu der uns hier beschäftigenden Frage lieferte 1880 A. F. W. SCHIMPER[9]), auf die ich schon deshalb eingehend Rücksicht nehmen muss, weil sie ein neues Licht auf die im Chlorophyll vermuthlich stattfindenden chemischen Prozesse werfen. Zunächst geht aus SCHIMPER's Darstellung hervor, dass die Chlorophyllkörner in grünen Stengeltheilen sich anders verhalten als in den assimilirenden Blattflächen, was meiner Ansicht nach auch dadurch bewiesen wird, dass bei dem Wachsthum im finsteren Raum die sonst grünen Stengeltheile und Blattstiele weiß bleiben, während die assimilirenden Blattflächen im etiolirten Zustand gelb erscheinen. SCHIMPER fand nun, dass in den Stengeln vieler Pflanzen die Stärkekörner nicht an beliebigen Punkten des Chlorophyllkorns, sondern ausschließlich dicht unter der Oberfläche desselben entstehen, so dass sie aus der Substanz desselben bald herauswachsen; dabei stellt sich der Unterschied heraus, dass die ganz im Chlorophyllkorn verbleibenden Körner

rundlich und von concentrisch geschichtetem Bau sind, weil sie allseitig aus dem Chlorophyll ernährt werden, wogegen die aus den Chlorophyllkörnern hinauswachsenden Stärkekörner excentrisch geschichtet sind, indem sie auf der mit dem Chlorophyll verbundenen Seite viel stärker wachsen und zahlreichere Schichtungen zeigen, — ein Beweis, dass sie von dieser Seite her mit Nahrung versorgt werden. — Eine lange Reihe älterer, unrichtiger Wahrnehmungen wird durch SCHIMPER's Untersuchung dahin berichtigt, dass die Stärkekörner, welche nicht in den Assimilationsorganen, sondern im Blattstiel, Stengel, unterirdischen Knollen und Wurzeln, noch nicht assimilirenden jungen Blättern so allgemein bekannt sind, von besonderen kleinen Organen erzeugt werden, welche SCHIMPER als **Stärkebildner** bezeichnet. Diese Stärkebildner sind protoplasmatische, zunächst farblose Gebilde, welche aus dem Protoplasma ähnlich wie die Chlorophyllkörner selbst sich aussondern, entweder in der Umgebung des Zellkerns oder auch im übrigen Protoplasma. Diese Stärkebildner nun erzeugen Stärkekörner entweder im Innern ihrer Substanz (Colocasia und Endosperm von Melandryum) oder nur in ihrem peripherischen Theil (Philodendron, Amomum, Phajus, Canna), also unter denselben Modalitäten wie die assimilirenden Chlorophyllkörner in den Blattflächen; doch wiegt bei den nicht assimilirenden Stärkebildnern, wie es scheint, die peripherische Entstehung vor. Auch wird nach SCHIMPER's Angaben die protoplasmatische Substanz der Stärkebildner bei ihrem Geschäft rascher und wesentlicher verändert oder verbraucht, als dies bei den assimilirenden Chlorophyllkörnern geschieht. Die Ähnlichkeit der Stärkebildner mit den assimilirenden Chlorophyllkörnern wird aber noch dadurch gesteigert, dass die ersteren in den meisten Fällen unter dem Einflusse des Lichtes sich zu Chlorophyllkörnern entwickeln können, sie nehmen dabei sehr bedeutend an Größe zu und indem ihre Stärkekörner aufgelöst werden, ergrünen sie zugleich — ein Vorgang, der z. B. in der Rinde von Kartoffelknollen, welche man längere Zeit am Licht liegen lässt, längst bekannt, aber falsch gedeutet war.

Der große Unterschied jedoch zwischen den Stärkebildnern und den assimilirenden Chlorophyllkörnern wird durch SCHIMPER selbst mit folgenden Worten constatirt: »Etiolirte Pflanzen, welche ihren Reservevorrath noch nicht erschöpft haben, enthalten bekanntlich keine Stärke in dem Blattmesophyll, führen aber solche oft sehr reichlich in ihren Stengeln, Blattstielen und den Gefäßbündelscheiden ihrer Blätter. Diese Stärke, welche natürlich nur ein Produkt des Stoffumsatzes und nicht an Ort und Stelle gebildeter Assimilationsprodukte sein kann, wird von den Stärkebildnern erzeugt. Gute Beispiele dafür bieten die Blätter von Hyacinthus, der Stengel von Begonia cucullata von Oxalis Ortgiesii, die Rinde des Stammes von Philodendron grandifolium. Diese Stärkebildner (SCHIMPER bezeichnet sie hier nicht ganz richtig als Leukophyll) sind alle nur sehr schwach oder gar nicht gelb gefärbt; sie erzeugten in den untersuchten Fällen wie die Chlo-

rophyllkörner, welche dieselben Zellen unter normalen Umständen en
halten haben würden, die Stärkekörner in ihrem peripherischen Thei
Nicht minder wichtig betreffs des Unterschiedes zwischen Stärkebildne
und Chlorophyllkörnern ist Schimper's weitere Angabe, dass in einer Pflan
(Tradescantia rubella), welche im Finstern die großen Stärkekörner a
ihrem assimilirenden Chlorophyll spurlos hatte verschwinden lassen, nu
mehr in schwache Beleuchtung gestellt, in den normalen Chlorophyllkörne
der hier entwickelten Blätter keine Stärke erzeugte, dagegen aber in d
Stärkebildnern, d. h. in den scheinbaren Chlorophyllkörnern der Gefä
bündelscheiden der Blätter und Stengel, sehr reichlich Stärke erzeugte.

Schimper zieht aus diesen Thatsachen den Schluss: »Dass die Stärk
bildung in dem Blattmesophyll an dieselben Bedingungen geknüpft ist w
die Assimilation, während sie in anderen Pflanzentheilen unabhängig vo
Licht, solange Reservestoffe vorhanden sind, stattfindet, kann nur durch di
Annahme erklärt werden, dass sie im ersteren Fall ausschließlich ein Assi-
milationsprodukt der Chlorophyllkörner, in welchen sie auftritt, darstellt
während sie im zweiten Fall theilweise (ich meine ganz) einen anderen Ur-
sprung haben muss.«

Schließlich äußert sich Schimper betreffs der unsichtbaren, rein chemi-
schen Vorgänge folgendermaßen: »Es ist klar, dass die Stärke, welche als
erstes nachweisbares Produkt der Assimilation (in den echten Chlorophyll-
körnern) auftritt, nicht direkt aus Kohlenstoff und Wasser entsteht, sondern
dass mehr oder weniger zahlreiche noch unbekannte, oder doch nicht mit
solcher Sicherheit bekannte Zwischenprodukte eingeschaltet werden. Wir
können annehmen, dass die den Chlorophyllkörnern zugeführten Stoffe mit
dem einen dieser Zwischenprodukte identisch oder demselben doch sehr
ähnlich sind und daher die Umbildung zu Stärke der an Ort und Stelle ge-
bildeten und der aus anderen Organen zugeführten assimilirten Stoffe durch
ein- und denselben Prozess (wohl gleichartige Prozesse gemeint) vollbracht
wird.« — Ich möchte hier um so weniger verfehlen, meine schon in der
Experimental-Physiologie 1865 ausgesprochene Ansicht über die Stärke-
bildung im assimilirenden Chlorophyll zu wiederholen, weil dieselbe in-
zwischen von Unberufenen, denen die Pflanzenphysiologie völlig fremd ist,
gröblich entstellt und falsch citirt worden ist. Ich sagte dort pag. 327:
»Wenn ich nach dem Allen die Stärke im Chlorophyll als eines der ersten
Assimilationsprodukte betrachte, so soll damit nicht gesagt sein, dass inner-
halb der Chlorophyllsubstanz Kohlensäure und Wasser unter Abscheidung
von Sauerstoff sofort zu Stärkemolekülen sich vereinigen; es braucht nicht
einmal sogleich irgend ein Kohlehydrat zu entstehen, es ist möglich und
wahrscheinlich, dass der von Sauerstoffabscheidung begleitete Prozess ein
sehr verwickelter ist, aus welchem erst durch zahlreiche chemische Meta-
morphosen die Bildung der Stärke resultirt. Es wäre sogar nicht unmöglich
dass gewisse nähere Bestandtheile des grünen Plasmas selbst sich an den

Vorgang betheiligen, dass z. B. dabei Spaltungen und Substitutionen in den Molekülen des grünen Protoplasmas stattfinden. Diese Möglichkeit erhält einige Wahrscheinlichkeit durch die Wahrnehmung, dass in vielen (nicht allen) Fällen die Chlorophyllsubstanz, während die Stärkekörner in derselben wachsen, nach und nach immer mehr an Masse abnimmt, endlich ganz verschwindet«, u. s. w. Mit Rücksicht auf SCHIMPERS Ergebnisse möchte ich gegenwärtig am liebsten annehmen, dass sowohl in den assimilirenden Chlorophyllkörnern wie in den nicht assimilirenden Stärkebildnern das Material zur Stärkebildung in Zucker besteht. Dieser letztere wird den Stärkebildnern der nicht assimilirenden Organe zugeführt, dagegen entsteht er in den assimilirenden Chlorophyllkörnern durch Assimilation und die Frage bleibt also jetzt, wie der Zucker selbst durch Assimilation entsteht; dass hierbei die eiweißartige Substanz des assimilirenden Chlorophylls selbst in Mitleidenschaft gezogen wird und eine Veränderung erfährt, halte ich auch jetzt für wahrscheinlich. Ob es gerechtfertigt ist, mit BERTHELOT und KEKULÉ (1861) die Ameisensäure oder sonst ein Glied der Formylgruppe seiner einfachen Constitution wegen als erstes Assimilationsprodukt in Anspruch zu nehmen, halte ich wenigstens für sehr fraglich und ist bisher durch Nichts bewiesen. Noch weniger Werth lege ich auf PRINGSHEIMS sogenanntes Hypochlorin, eine Substanz, deren chemische Natur nicht festgestellt, deren genetische Beziehung zu der Stärke im Chlorophyll nicht bekannt, deren Bedeutung für die Wachsthumsprozesse nicht untersucht ist; das Hypochlorin scheint mir vielmehr in dieselbe Kategorie wie das Myelin der Thierphysiologen zu gehören, mit dem diese ebenfalls nichts anzufangen wissen [10]).

Jedenfalls steht auch nach allen neueren Untersuchungen die von mir vor 20 Jahren constatirte Thatsache fest, dass die Stärke im assimilirenden Chlorophyll als das erste deutlich erkennbare Assimilationsprodukt zu betrachten sei. Ich habe schon damals einer tieferen Erkenntniss freien Weg gegeben, indem ich den Nachdruck darauf legte, dass es sich um das erste deutlich sichtbare Produkt handle, dass also wahrscheinlich andere, aber bisher nicht deutlich kenntlich gemachte Produkte der Stärkebildung vorausgehen. Wäre also auch, was ja nicht der Fall ist, der Formaldehyd oder das pflanzliche Myelin, ich meine PRINGSHEIM's Hypochlorin, wirklich ein früheres Assimilationsprodukt, aus welchem sich die Stärke im Chlorophyll entwickelt, so wäre dadurch doch an meinen seit 1862 gemachten Angaben nicht das Geringste zu ändern.

Nachdem wir nun die wichtigste Funktion des Chlorophylls kennen gelernt haben, will ich die Naturgeschichte dieses merkwürdigen Körpers noch durch einige flüchtige Angaben über sein sonstiges Verhalten in verschiedenen Lebensphasen der Pflanzenorgane ergänzen. Dass Blätter, welche aus den Knospen bei Abschluss des Lichtes sich entwickeln, von einigen Ausnahmen abgesehen, zwar die ersten Anlagen von Chlorophyllkörnern zum

Vorschein bringen, dass diese aber klein und meist gelb bleiben, w
schon erwähnt, ebenso dass sich die grünen Chlorophyllkörner, wen
Zellen wachsen, durch Theilung vermehren können.

Dass ein so werthvolles, für das Pflanzenleben maßgebendes Gel
wie die Chlorophyllsubstanz, bei dem Schluss einer Vegetationsperiode
ohne Weiteres zerstört und chemisch zersetzt wird, dass es vielmehr i
ausdauernden, in einer späteren Vegetationsperiode wieder austreibe
Reservestoffbehälter zugeführt wird, davon überzeugte ich mich 1863 c
eine ausführliche Untersuchung der Veränderungen, welche im Assi
tionsparenchym der Laubblätter im Herbst vor dem Abfallen ders
stattfinden[11]). Bei Bäumen verschiedener Art verläuft der Prozess
immer in gleicher Weise. Bei der Rosskastanie z. B. sowie bei Dios
batatas wird die Form der Chlorophyllkörner zugleich mit ihrer gr
Farbe zerstört und die Chlorophyllmasse verschwindet zugleich mit
darin enthaltenen Stärke; bei der Weinrebe fand ich, dass zuerst die I
der Chlorophyllkörner zerstört wurde, während die Stärke verschwand
grüne Färbung des formlos gewordenen Chlorophylls aber noch einige
sich erhielt. Bei Sambucus, Populus, Robinia dagegen verschwand zu
die Stärke aus den Chlorophyllkörnern, während Form und grüne Farbe
noch einige Zeit erhielten; bei dem Maulbeerbaum (Morus alba) wurde
erst die Form der Chlorophyllkörner zerstört, dann verschwand die gr
Färbung und zuletzt die entfärbte Grundsubstanz sammt der darin ent
tenen Stärke. Es ist durch diese Beobachtungen nicht ausgeschlossen,
bei derselben Pflanzenart die Vorgänge in den chlorophyllhaltigen Ze
bald nach der einen, bald nach der anderen Art verlaufen können. Äu
lich kann man es den Blättern nicht immer ansehen, ob die herbstl
Entleerung schon begonnen hat; wenn aber die Blätter fahl werden, so
die Zerstörung des Chlorophylls schon begonnen, und wenn sie gelb
worden sind, so ist sie jederzeit vollendet; dagegen können in noch s
grünen Blättern im September und October die Chlorophyllkörner i
Form nach schon zerstört sein, wie z. B. bei der Weinrebe, Pappel, Rob
und Sambucus. Bei dem allgemeinen Schwinden der Zellinhalte, der
lösung der Zellkerne und des Protoplasmas verlieren die wandständ
Chlorophyllkörner ihre normalen Umrisse, nehmen unregelmäßige For
an, ihr Stärkegehalt schwindet und ihr Farbstoff verändert sich: er
fahlgrün; nicht selten treten Öltropfen in den Zellen auf, die Masse
Chlorophylls nimmt sichtlich ab, die deformirten Körner werden klei
und wenn sie endlich ganz verschwunden sind, so bleibt in dem Zel
eine größere Zahl sehr kleiner Körnchen übrig, die das Licht stark bre
und intensiv gelb gefärbt sind, die aber in keiner Weise mit den unfert
gelben Chlorophyllkörnern der im Finstern erwachsenen Blätter vergli
werden dürfen; sie fließen nicht selten zu größeren, ölartigen Tropfen
sammen und stellen offenbar ein für den Haushalt der Pflanze nicht w

nutzbares Residuum dar. Diese gelben Körnchen sind es, welche die herbstlich gelbe Färbung so vieler Blätter bedingen und welche auch in den entleerten Zellen der im Herbst rothen Blätter zurückbleiben; in diesem Falle liegen sie aber in einem homogen rothen Zellsaft. — Ganz ähnliche Veränderungen erleiden die Zellinhalte der Laubblätter solcher Pflanzen, die man nachträglich ins Finstere stellt, besonders rasch bei hoher Vegetationstemperatur, und verschiedene andere die Ernährung störende Einflüsse wie anhaltende Trockenheit, Mangel an Nährstoffen überhaupt bewirken die gleichen Vorgänge auch bei heller Beleuchtung. In allen diesen Fällen beginnt der geschilderte Process in den ältesten Laubblättern und schreitet zu den jüngeren hin fort, dabei bleiben die Blattzellen saftstrotzend, scheinen aber ihr Volumen merklich zu verkleinern; die entleerten Zellenskelete werden endlich meist abgeworfen, indem sich an der Basis des Blattstieles unterdessen, wie schon Mohl ausführlich gezeigt hatte, eine denselben quer durchschneidende neue Zellenschicht bildet, die den Blattstiel zum Abfallen vorbereitet; kommen dann die ersten Frostnächte Ende Oktober oder Anfang November, so entsteht in dieser Trennungsschicht eine Platte von Eis, welche unter den Strahlen der Morgensonne schmilzt, worauf die Blätter plötzlich massenhaft vom Baume abfallen. — Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, dass die Inhalte des Assimilationsparenchyms der Blätter vor dem Abfallen unter den beschriebenen Veränderungen in die persistirenden Theile der Pflanzen, in die Rinde resp. das junge Holz der Zweige, aufgenommen werden: ich konnte die Auswanderung der Stoffe, zumal der Stärke, auf mikrochemischem Wege durch die Gewebe der Blattstiele hindurch in die Sprossaxen hinein deutlich verfolgen und außerdem ergiebt die Aschenanalyse assimilirender grüner Blätter verglichen mit der der abgefallenen, dass auch die werthvollsten Mineralbestandtheile der Blätter, besonders das Kali und die Phosphorsäure, mit den organischen Substanzen gleichzeitig durch die Blattstiele auswandern und in die überwinternden Sprosstheile zurückkehren, offenbar um gleich diesen in der nächsten Vegetationsperiode als Nahrungsstoffe für die neu austreibenden Sprosse zu dienen. — Während dieser Vorgang bei den ausdauernden Pflanzen sich in jedem Herbst wiederholt, findet er bei den einjährigen Sommerpflanzen, überhaupt bei den nur einmal fruktificirenden Gewächsen, auch nur einmal, nämlich bei der Fruchtreife, statt: bei unseren Getreidearten z. B. und den anderen Kulturpflanzen sammeln sich bei der Fruchtreife alle noch brauchbaren Stoffe, welche in den Blättern und Sprossaxen enthalten waren, schließlich in den reifenden Samenkörnern an, entweder im Endosperm oder in den mächtig heranwachsenden Cotyledonen des Embryos, um später bei der Keimung des letzteren als Baustoffe der wachsenden Keimtheile Verwendung zu finden; daher enthalten die vegetativen Organe solcher Pflanzen nach der Fruchtreife, im Allgemeinen Stroh genannt, nur äußerst wenig zu weiterem Wachsthum verwendbare Stoffe; sie bestehen aus ent-

leerten Zellwandgerüsten mit geringen Überresten anderer Stoffe. Vo Aschenbestandtheilen bleibt regelmäßig die gesammte Kieselsäure, sowi auch der größte Theil des Kalkes in Form von Calciumoxalat in den ent leerten Assimilationsorganen zurück.

Anders gestalten sich die Vorgänge in den Chlorophyllkörnern solche Organe, die nicht im eigentlichen Sinn wie die Blätter als Assimilations organe zu betrachten sind, deren Chlorophyllkörner wahrscheinlich i Sinne Schimper's nur ergrünte Stärkebildner sind. So fand ich z. B., da die Chlorophyllkörner in den Antheridien von Nitella und Chara, sow einzelner Laubmoose, welche im unreifen Zustand Stärke einschließen, zu Zeit, wo die Spermatozoiden reif werden, eine rothe Färbung annehmen jedoch ihre Form behalten, wobei auch die Stärkeeinschlüsse nicht verschwinden; tief greifende chemische Veränderungen der plastischen Stoffe finden dabei jedoch nicht statt. Viel gründlicher ist die Zerstörung der anfangs grünen Körner im Pericarpium solcher beerenartiger Früchte, welche im reifen Zustand roth oder intensiv gelb erscheinen z. B. bei Lycium und verschiedenen Solanumarten. Die Chlorophyllkörner dieser Pericarpien verändern mit dem Gelb- und Rothwerden auch ihre Gestalt: sie werden eckig, zwei- und dreispitzig und zerfallen endlich in kleine Körnchen. Endlich mag hier die Bemerkung Raum finden, dass die Träger des gelben Farbstoffes, denen viele Blumenblätter ihre gelbe Färbung verdanken (z. B. die Blumenkrone von Cucurbita) den Chlorophyllkörnern oder wohl besser den Schimper'schen Stärkebildnern ähnlich sind.

Wenn Assimilationsorgane am Schluss einer Vegetationsperiode in Ruhe eintreten, um im nächsten Jahre ihre Thätigkeit von Neuem zu beginnen, so treten ebenfalls unter Umständen, aber nur leichtere, Veränderungen des chlorophyllhaltigen Inhaltes ein. So werden z. B. die grünen Sporen zahlreicher Algen intensiv roth, ohne dass wesentliche Veränderungen des plastischen Materials dabei stattfinden: mit Beginn der neuen Vegetationsperiode verschwindet der rothe Farbstoff, das Chlorophyll beginnt von Neuem zu assimiliren und die Zellen zu wachsen. In mancher Beziehung ähnlich verhalten sich die überwinternden Blätter vieler Phanerogamen, wobei jedoch die starke Abkühlung besonders durch Ausstrahlung im Winter mitwirkt. Nachdem schon 1845 Mohl auf diese Vorgänge aufmerksam gemacht hatte, wurden dieselben von Kraus 1871 und 1872 näher studirt. Diese überwinternden Blätter werden entweder nur missfarbig, bräunlich, gelb- oder rothbraun wie bei Taxus, Pinus, Abies, Juniperus, Buxus oder auf der Oberseite entschieden roth wie bei Sedum, Sempervivum, Mahonia, Vaccinium. Die Missfärbung der ersten Gruppe beruht nach Kraus auf einer Veränderung des Chlorophylls: indem die Chlorophyllkörner ihre Gestalt und Begrenzung verlieren, bildet sich eine verschwommene, wolkige Protoplasmamasse von rothbrauner oder braungelber Farbe, während der Zellkern farblos bleibt. Die auf der Oberseite roth oder

purpurbraun gefärbten Winterblätter verdanken nach Kraus diese Färbung einer im oberen Theil der Pallisadenzellen liegenden, abgerundeten, hyalinen, stark lichtbrechenden Masse, in welcher Gerbstoff dominirt: die Chlorophyllkörner selbst sind intakt und schön grün, alle im inneren Ende dieser Zellen zusammengedrängt. Im Schwammparenchym des Mesophylls findet sich im Centrum jeder Zelle eine rothe und farblose Gerbstoffkugel und die Chlorophyllkörner gleichfalls intakt bald an einer, bald an mehreren Stellen in Klumpen seitlich angelagert. — In allen überwinternden Blättern, wie in grünen Rindentheilen fand Kraus die Chlorophyllkörner von den Wänden hinweg nach dem Innern der Zellen hingewandert und daselbst in Klumpen zusammengelagert. Im Frühjahr wird bei hinreichend warmem Wetter der normale Zustand wiederhergestellt: der rothe Farbstoff verschwindet, die Chlorophyllkörner nehmen ihre normale Vertheilung an den Zellwänden wieder an. Schneidet man bei starker Winterkälte Zweige der zuerst genannten Pflanzengruppe ab und bringt man dieselben in ein warmes Zimmer, so nehmen sie ihre normal-grüne Färbung nach einigen Tagen auch im Finstern wieder an.

Dass der grüne Farbstoff der Chlorophyllkörner durch starken Alkohol, Aether, Chloroform, auch durch fette Öle ausgezogen werden kann, wobei dann die farblose protoplasmatische Grundsubstanz zurückbleibt, wurde schon früher erwähnt. Die Chemiker haben sich viele Mühe gegeben, die chemische Natur dieses extrahirten Farbstoffes näher kennen zu lernen, ohne dass bisher ein befriedigendes Resultat erzielt worden wäre. Nicht einmal soviel steht fest, ob der Chlorophyllfarbstoff, zu dessen Entstehung, wie ich früher gezeigt habe, kleine Eisenmengen nothwendig sind, selbst Eisen enthält. Die von dem französischen Chemiker Frémy aufgestellte Ansicht, dass der grüne Farbstoff ein Gemenge von gelbem und blauem sei, hat sich nicht bestätigt, denn es ist kaum zweifelhaft, dass die scheinbare Zerlegung des Farbstoffes in zwei andere eben eine chemische Zersetzung desselben ist[12]; es ist jedoch nicht nöthig, auf diese Discussion näher einzugehen, da die bisher aufgestellten Ansichten über die chemische Natur des Chlorophyllfarbstoffes gar keine Beziehung zu den physiologischen Funktionen des Chlorophylls darbieten. Ganz dasselbe gilt von der Untersuchung des an sich sehr merkwürdigen Spektrums des Chlorophyllfarbstoffes. Bringt man in den Weg eines Lichtstrahles (pag. 368), welcher durch ein Prisma ein Spektralband liefert, ein parallelwandiges Gefäß mit alkoholischer Chlorophyllösung gefüllt, so verschwindet aus dem Spektrum das gesammte Violett und Blau, wie auch die ultravioletten, in einer Chininlösung aufleuchtenden Strahlen; ebenso wird im rothen Theil des Spektrums ein breiter schwarzer Streifen sichtbar und auch in der gelben Region tritt eine schwache Lichtabsorption ein. Auch ist der grüne Farbstoff mit einer auffallenden Fluorescenz begabt: lässt man den Focus einer Brennlinse in eine Chlorophylllösung fallen, so erscheint das weiße Sonnen-

licht nunmehr blutroth; wie STOKES schon vor langer Zeit gezeigt hat, w
diese Erscheinung dadurch hervorgebracht, dass die stark brechbaren Lic
strahlen in schwach brechbare rothe verwandelt werden. Durch eine i
richtige Umkehrung des richtigen Satzes, dass die im assimilirenden Ch
rophyll wirksamen Lichtstrahlen als solche vernichtet werden müssen,
langte LOMMEL zu dem falschen Satz, dass die in dem Chlorophyllspektr
vernichteten Strahlen die bei der Assimilation thätigen seien. Er ließ
bei außer Acht, dass die in einer Chlorophylllösung absorbirten Strah
dieselben sind, wie die in einem lebenden grünen Blatt absorbirten.
einer Chlorophylllösung aber findet keine Sauerstoffabscheidung aus Ko
lensäure statt; auch müssten nach LOMMEL gerade die am stärksten abso
birten rothen Strahlen die Assimilation bewirken, während alle direk
Beobachtungen zeigen, dass das Maximum der Sauerstoffabscheidung
gelben Licht stattfindet [13]).

Alles zusammengefasst haben die Untersuchungen über das Chlor
phyllspektrum bisher auch nicht die geringste physiologisch werthvol
Thatsache ergeben, d. h. wir würden von der physiologischen Funktion d
Chlorophylls genau dasselbe wissen, wenn uns auch das Spektrum desselb
vollständig unbekannt wäre.

Anmerkungen zur XIX. Vorlesung.

1) SACHS, Über den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylum in den Chlor
phyllkörnern, Bot. Zeitung 1862, pag. 365.

2) SACHS, Über die Auflösung und Wiederbildung des Amylum in den Chlorophyl
körnern bei wechselnder Beleuchtung, Bot. Zeitung 1864, pag. 289 und pag. 322.

3) MOLL, Über die Herkunft des Kohlenstoffs in der Pflanze: Arbeiten des bot. Inst
in Würzburg, II. 1878. pag. 105 — vgl. auch ebendort VINES pag. 121.

4) EMIL GODLEWSKI in Flora, 1877. pag. 215 und HOLLE ebenda pag. 113.

5) SACHS, Über das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen, Bot.
Zeitung, 1859. pag. 177.

6) GODLEWSKI, Abhängigkeit der Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern von dem
Kohlensäuregehalt der Luft, Flora, 1873. pag. 378.

7) GODLEWSKI, Abhängigkeit der Sauerstoffabscheidung der Blätter von dem
Kohlensäuregehalt der Luft in »Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg«, 1873. Bd. I.
pag. 343.

8) WEBER, Über specifische Assimilationsenergie in »Arbeiten des bot. Inst. in
Würzburg«, II. pag. 346.

9) SCHIMPER, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner, Bot. Zeitung
1880. pag. 881. — ARTHUR MEYER, Bot. Zeitung, 1881. Nr. 51, 52.

10) Über PRINGSHEIMS Hypochlorin spricht sich PFEFFER in seiner Pflanzenphys. Bd. I. pag. 194, 195 und 209 zwar sehr maßvoll, aber doch durchaus abweisend und abfällig aus. — PRINGSHEIMS Abhandlung »Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze«, Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XII. pag. 288, ist ausführlicher beleuchtet in HANSEN'S Darstellung der Geschichte der Assimilationstheorie in den Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg, Bd. II. pag. 606.

11) Vgl. SACHS, Entleerung der Blätter im Herbst, Flora 1863. pag. 200.

12) Mein Lehrbuch der Bot. IV. Aufl. 1874. pag. 731.

13) Vgl. SACHS, ebenda pag. 732.

XX. Vorlesung.

Chemische Metamorphosen des Assimilationsproduktes. Physiologische Classifikation der Stoffwechselprodukte.

Wenn die Stärke das einzige und erste sichtbare Assimilationsprodu ist, so folgt ohne Weiteres, dass alle übrigen organischen Verbindunge der Pflanze durch chemische Metamorphosen aus ihr hervorgegangen se müssen. Dieser Satz bietet in der That auch von chemischer Seite h keinerlei Schwierigkeiten, wenn es sich zunächst um die an Masse vorwie gendsten Bestandtheile der Pflanzen handelt, nämlich um die Kohlehydrat von denen hier vorwiegend die Cellulose, die Zuckerarten und das Inuli in Betracht kommen. Diese Stoffe sind einander chemisch so nahe ver wandt, dass nicht nur Stärke und Inulin, sondern auch die Cellulose durc die einfachsten chemischen Eingriffe in Zuckerarten umgewandelt werde können, und aus den physiologischen Vorgängen lässt sich mit Bestimmthei erweisen, dass innerhalb der lebenden Pflanze aus Zucker und Inulin Stärk und Zellstoff erzeugt wird.

Neben diesen Kohlehydraten aber spielen auch die Fette im Hausha der Pflanzen eine hervorragende Rolle: vielleicht giebt es kein lebende Protoplasma, in welchem nicht Fett enthalten wäre; aber viel augenfällige tritt seine physiologische Bedeutung darin hervor, dass die große Mehrzahl der reifen Samenkörner größere Mengen von Fett neben Stärke oder seh große Mengen von Fett ohne die letztere bis zu 60 % und mehr ihres Ge wichtes enthalten; auch die Sporen sehr vieler Kryptogamen sind reich a Fett. Dass auf Kosten des in den Samen angehäuften Fettes Zucker und Stärke bei der Keimung gebildet und dann verbraucht wird, habe ich be reits 1859 an einer Reihe fetthaltiger Samen ausführlich nachgewiesen[1] und schon früher war bekannt, dass vor der Reife derartige Samen noc kein Fett, sondern ausschließlich Stärke und Zucker enthalten. Man kan derartige unreife Samen z. B. von Paeonia von der Mutterpflanze ablöse und sie in feuchter Luft liegen lassen, um dann zu finden, dass die Stärk

in ihnen verschwunden und durch fettes Öl ersetzt worden ist. Aus derartigen Beobachtungen folgt mit Sicherheit, dass die Fette der Pflanzen aus Kohlehydraten entstehen können und dass die letzteren auf Kosten von Fett sich bilden. Es ist dabei für uns ziemlich gleichgiltig, inwieweit die chemische Formelschreibung über die dabei stattfindenden Processe Auskunft geben kann, jedenfalls gelangen wir zu dem sicheren Resultat, dass ebenso wie die Kohlehydrate auch die Fette der Pflanzen ihren Ursprung aus der in den Chlorophyllkörnern assimilirten Stärke herleiten.

Nicht ganz so leicht erscheint die Ableitung der dritten wichtigsten Stoffgruppe der Pflanzen, nämlich der Eiweißsubstanzen aus dem ursprünglichen Assimilationsprodukt. Hier handelt es sich eben nicht mehr bloß, wie bei den Kohlehydraten und Fetten, um verschiedene Umlagerungen der Atome des Kohlenstoffs, Wasserstoffs und Sauerstoffs in den Molekülen: die Eiweißstoffe, aus denen sich das Protoplasma bildet, enthalten außer diesen Elementen auch noch ein beträchtliches Quantum (circa 15 %) Stickstoff und eine kleine Menge (circa 1 %) Schwefel. Es leuchtet ein, dass, wenn Eiweißsubstanzen ihrem Ursprung nach auf das erste Assimilationsprodukt, die Stärke, zurückgeführt werden sollen, dies nur insofern geschehen kann, als im Verlauf der Stoffmetamorphosen Kohlehydrate oder vielleicht auch Fette den einen Bestandtheil von Eiweißstoffen liefern, während aus anderen Verbindungen, welche die Pflanze durch die Wurzeln aufgenommen hat, der Stickstoff und Schwefel abzuleiten sind. Es ist nach dem früher über die Nährstoffe der Pflanzen Gesagten sicher, dass der Stickstoff der Eiweißsubstanzen, wenigstens bei den höher organisirten Pflanzen, gänzlich aus salpetersauren Salzen abstammt, während der Schwefel von schwefelsauren Salzen geliefert wird. Hauptsache ist also, damit Eiweißstoffe in der Pflanze entstehen können, dass einerseits im Chlorophyll Stärke erzeugt, von den Wurzeln aber salpetersaure und schwefelsaure Salze aufgenommen werden. Diese Ingredienzien müssen in der Pflanze irgendwo und irgendwie zusammentreffen; es müssen chemische Zersetzungen stattfinden, bei denen vor Allem die genannten Salze ihre Basen abgeben, damit der Stickstoff und Schwefel schließlich nach, wenn auch unbekannten, Vorgängen mit den Elementen eines Kohlehydrates oder Fettes in Verbindung treten kann, um einen Eiweißkörper zu erzeugen. Leider lässt uns auch hier die organische Chemie im Stich, wenn es sich um die Frage nach den chemischen Vorgängen bei der Eiweißbildung aus ihren genannten Ingredienzien handelt. Dadurch wird aber keineswegs die volle Richtigkeit unserer Deduktion abgeschwächt. Sehen wir daher, wie weit wir auf rein physiologischem Weg etwa kommen.

Eine sehr naheliegende Frage wäre zunächst die, ob nicht etwa die gesammten Eiweißsubstanzen einer gewöhnlichen Pflanze schon bei dem

Assimilationsprocess in den chlorophyllhaltigen Zellen erzeugt werden jedenfalls können Sulphate und Nitrate bis in die grünen Blätter vordringe und es hätte a priori kaum etwas Absurdes, dass mit ihrer Hilfe vielleich schon während des Assimilationsprocesses im Chlorophyll die Eiweißbildun begänne. Allein wir haben sichere Thatsachen, die uns zeigen, dass, wen überhaupt nur gewisse stickstofffreie organische Verbindungen, vor Alle Zucker, vorhanden sind, auch chlorophyllfreie, also nicht assimilirende Zelle bei Zutritt von Nitraten und Sulphaten im Stande sind, Eiweißsubstanze zu erzeugen. Diesen Beweis lieferte PASTEUR, indem er Hefezellen m Zucker und den genannten Salzen ernährte — ein Versuch, der sich leicl wiederholen lässt und das Resultat ergiebt, dass auf diese Weise au wenigen Hefezellen Millionen neuer entstehen, deren jede mit lebendem Protaplasma erfüllt ist, was eben nur dadurch möglich wird, dass die Hefezellen im Stande sind, aus den dargebotenen Materialien, dem Zucker, salpetersaurem und schwefelsaurem Salz, Eiweißsubstanzen zu erzeugen. Wenn dies aber die Hefezellen und andere Pilze im Stande sind, so ist kein Grund anzunehmen, warum nicht auch die chlorophyllfreien Zellen hochorganisirter Pflanzen im Stande sein sollten, Eiweißsubstanzen dadurch zu erzeugen, dass sie aus ihren eigenen Kohlehydraten und den durch die Wurzeln aufgenommenen genannten Salzen die Ingredienzien dazu entnehmen. Andrerseits ist auch wieder durch diese Folgerung nicht ausgeschlossen, dass in besonderen Fällen Eiweißverbindungen auch in den chlorophyllhaltigen Zellen entstehen können: die sogenannten einzelligen Algen, die Palmellaceen, Conjugaten u. a. bestehen ja nur aus chlorophyllhaltigen Zellen und vermehren, solange sie vegetiren, den Zelltheilungen entsprechend ihr Protoplasma, d. h. ihren Eiweißgehalt. Ob dies gleichzeitig mit der Assimilation am Licht oder nach dieser in der darauffolgenden Nacht geschieht, ist freilich nicht bekannt. Jedenfalls lehren die angeführten Thatsachen, dass eiweißartige Verbindungen, aus denen das Protoplasma entsteht, unabhängig von der Assimilation entstehen können, vorausgesetzt, dass den betreffenden Zellen nur die nöthigen Bestandtheile zugeführt werden, unter denen vor Allem eine organische Kohlenstoffverbindung vorhanden sein muß, die ihrerseits freilich schließlich, wenn auch auf den verschiedensten Umwegen, aus der im Chlorophyll assimilirten Stärke abzuleiten ist.

Für die hochorganisirten Pflanzen habe ich schon früher wahrscheinlich zu machen gesucht, dass die Bildung der Eiweißstoffe in den Siebröhren der Gefäßbündel stattfindet. Dieselben enthalten in jüngeren Sprossaxen und Blättern einen amorphen, eiweißartigen Schleim, der keineswegs mit Protoplasma zu verwechseln ist; es ist, wie man mit einem modernen Ausdruck sagen würde, nicht organisirtes oder lebendes, sondern circulirendes Eiweiß, welches offenbar den jüngeren wachsenden Organen durch die Siebröhren zugeführt wird; dass es in diesen aber auch wahrscheinlich

ntsteht, dafür haben wir manche Indizien: zunächst finden wir in der Nähe der Siebröhren fraglicher Organe regelmäßig Zellenschichten, welche kleinkörnige, auf Wanderung begriffene Stärke und Zucker enthalten, äußerst feinkörnige Stärke findet sich häufig auch im Schleim der Siebröhren selbst. Ich betrachte diese Stärke als einen der Bestandtheile, aus denen der Eiweißschleim der Siebröhren entstehen soll. Nun hat schon HOLZNER vor längerer Zeit den Gedanken ausgesprochen, dass die Bildung er Oxalsäure in den Pflanzen den Zweck habe, den schwefelsauren Kalk, en die Wurzeln aufgenommen hatten, zu zersetzen und so die Schwefelsäure zur Bildung schwefelhaltiger Eiweißstoffe frei zu machen; es ist ber gewiss eine für diese Vermuthung günstige Wahrnehmung, dass ehr gewöhnlich in der Nähe der Siebröhrenbündel Zellenschichten verlaufen, in denen Calciumoxalat auskrystallisirt, woraus man ja wohl schließen darf, dass die als Calciumsalz eingetretene Schwefelsäure hier in der Nachbarschaft, nämlich in den Siebröhren selbst, zur Bildung der Eiweißstoffe benutzt worden sein kann. Was das dritte Ingredienz, ein salpetersaures Salz, dabei anbetrifft, so wissen wir, dass Salpeter in den Geweben einer normal vegetirenden Pflanze ohnehin verbreitet ist. Die Constituenten wären also gegeben und das Resultat, der eiweißartige Schleim in den Siebröhren, auch. Der gegen diese Vermuthungen geltend gemachte Einwurf, dass die Quantität des Calciumoxalates dem Schwefelgehalt der fraglichen Eweißstoffe nicht entspreche, scheint mir wenig zutreffend, denn einerseits kann ja eine Zersetzung des Calciumsulphates durch Oxalsäure auch zu anderen Zwecken in der Pflanze stattfinden und so unter Umständen wie z. B. bei manchen Cactusarten und Aroideen eine enorme Masse von Calciumoxalat sich anhäufen, wogegen wieder in anderen Fällen die Zersetzung schwefelsaurer Salze ohne Bildung von Calciumoxalat verlaufen könnte. Übrigens kann die Bildung von Eiweißsubstanzen in der Pflanze auch noch anders und dann vielleicht in beliebigen Parenchymzellen stattfinden, indem vielleicht zuerst ein anderer stickstoffreicher Körper aus der Gruppe der Amide erzeugt wird, nämlich das Asparagin, eine krystallisirbare, in Zellsaft lösliche Substanz, die aber noch keinen Schwefel enthält. Das Asparagin ist, wie neuere Untersuchungen zumal von BORODIN[2]) gezeigt haben, im Pflanzenreich sehr verbreitet, zumal in wachsenden Sprossen, perennirenden Wurzelstöcken und Knollen. Es ist freilich noch fraglich, ob das Asparagin in diesen Organen durch Synthese entsteht, um durch weitere Synthese unter Aufnahme von Schwefel in Eiweißsubstanzen verwandelt zu werden; dass so etwas unter Umständen wirklich geschieht, hat PFEFFER bei Keimpflanzen von Lupinen u. a. nachgewiesen, wo jedoch das Asparagin selbst vorher durch Spaltung aus Eiweißstoffen des Samens entstanden war[3]). Jedenfalls besteht die Möglichkeit, dass vielleicht in vielen Fällen aus Kohlehydraten und Nitraten zunächst Asparagin sich bildet, um später unter Aufnahme von Schwefel bei Zersetzung eines Sulphates in

Eiweißsubstanzen sich umzuwandeln. Dass umgekehrt aus den Eiwe
stoffen vieler keimender Samen z. B. Lupinus, Wurzelstöcke und Knol
z. B. der Kartoffelknollen Asparagin entsteht, um später, wenn die grü
Organe zu assimiliren beginnen, wieder in Eiweiß zurückverwandelt
werden, dürfte nach den vorliegenden Untersuchungen von PFEFFER, SCHU
u. a. nicht zweifelhaft sein.

Ist es nun entschieden, dass die verschiedenen Kohlehydrate, Fe
und Eiweißstoffe der Pflanze sämmtlich aus der im Chlorophyll assimilir
Stärke abzuleiten sind, so ist damit im Grunde auch schon gesagt, dass
zum Aufbau der Zellen und Pflanzenorgane nöthigen organischen Stoffe
die Thätigkeit des assimilirenden Chlorophylls zurückzuführen sind; d
zum Aufbau der Zellen und Organe bedarf die Pflanze überhaupt nur die
drei Stoffgruppen, die ich deshalb früher als die **Baustoffe der Orga**
allen übrigen organischen Stoffen der Pflanze gegenübergestellt habe. M
kann Samenkörner oder Knollen, Zwiebeln, Rhizome, Baumknospen, selb
Sporen, also einzelne Fortpflanzungszellen der Kryptogamen veranlasse
neue Wurzeln und Sprosse, zuweilen selbst Blüthen durch Wachsthum
erzeugen, indem man ihnen keine anderen Stoffe, als reines Wasser u
atmosphärischen Sauerstoff zur Verfügung stellt; der letztere aber ist n
zur Athmung nöthig, durch welche ein beträchtlicher Theil der organisch
Stoffe völlig zerstört wird. Da nun in all' den genannten Pflanzentheil
die wir als Reservestoffbehälter bezeichnen, weil in ihnen die Sto
für die Keimungsvorgänge im allgemeinsten Sinn angehäuft sind, wesentli
nur Eiweißsubstanzen, Kohlehydrate und Fette enthalten sind, oder au
nur Eiweißsubstanzen und Fett, wie in vielen Samen (Ricinus, Brassic
Cucurbita, Mandeln u. a.), so leuchtet ohne Weiteres ein, dass die neu
Wurzeln und Keimsprosse sich bilden können, wenn die genannten Stof
zum Wachsthum verbraucht werden. Noch prägnanter tritt dies hervo
wenn man die Entwicklung der Keimtheile in tiefer Finsterniss stattfinde
lässt, wo also von Assimilation überhaupt keine Rede sein kann, oder wen
man die sich entwickelnden Keimpflanzen in einer Atmosphäre verweile
lässt, der jede Spur von Kohlensäure entzogen ist. Schließlich am End
eines solchen Keimungsprocesses sind die Reservestoffbehälter entlee
und wenn das Wachsthum ohne Zufuhr äußerer Nahrungsstoffe und oh
Assimilation endlich aufhört, so haben wir eine neue Pflanze vor un
welche aus Zellstoffwänden, relativ kleinen Quantitäten von Protoplasm
Zellkernen und Chlorophyllkörnern (resp. etiolirten) besteht. Diese Bestand
theile unserer jungen Pflanze sind mit Hilfe des aufgenommenen Wasse
und Sauerstoffes aus den Reservestoffen entstanden, aus Eiweiß, Kohle
hydraten und Fetten. Von den letztgenannten beiden Gruppen ist ab
während des Wachsthums ein beträchtlicher Theil durch Athmung völl
zerstört worden, so dass die organische Trockensubstanz der jungen Pflan
weniger wiegt als die des Reservestoffbehälters.

Diese ohne Schwierigkeiten bei einiger experimentellen Geschicklichkeit leicht zu machenden Erfahrungen zeigen aber nicht bloß, dass die genannten drei Stoffgruppen zum Aufbau der Pflanzenorgane vollkommen ausreichen, vielmehr machen wir dabei noch eine andere wichtige Erfahrung. Um dieselbe recht rein hervortreten zu lassen, denken

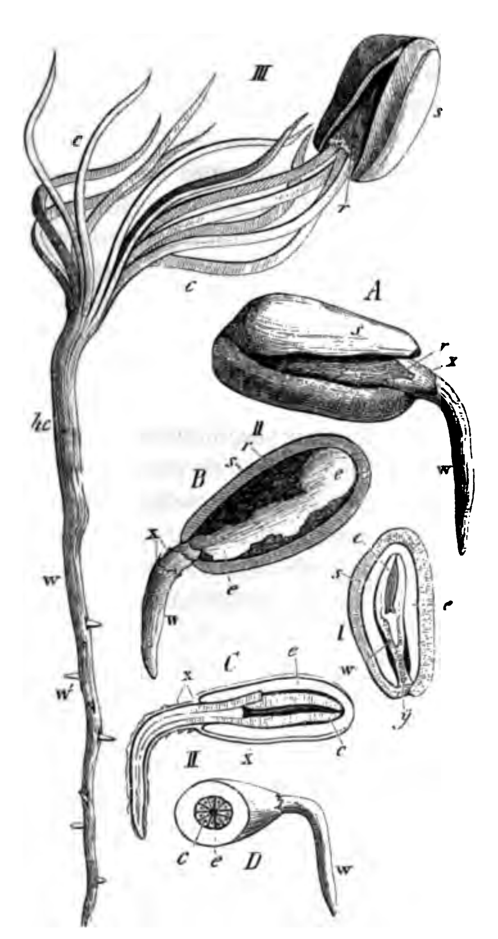


Fig. 225. Pinus Pinea. *I* medianer Längsschnitt des Samens, bei *y* dessen Mikropylenende; *II* beginnende Keimung, Austritt der Wurzel, *III* Ende der Keimung, nach Aussaugung des Endosperms (der Same lag zu seicht im Boden und wurde deshalb von den Cotyledonen bei Streckung des Stammes mit emporgehoben). — *A* zeigt die gesprengte Samenschale *s*, *B* zeigt das Endosperm *e* nach Wegnahme der einen Schalenhälfte, *C* Längsschnitt des Endosperms und Keims, *D* Querschnitt desselben bei beginnender Keimung. — *c* die Cotyledonen, *w* die Hauptwurzel, *x* der von dieser ausgestülpte Embryosack (bei *Bx* zerrissen); *hc* hypocotyles Glied der Axe, *w'* Nebenwurzel; *r* rothe Haut innerhalb der harten Samenschale.

wir uns, wir hätten Samenkörner der Pinie, welche bloß Eiweißsubstanz und Fett enthalten, oder unserer gemeinen Gartenbohne, welche neben Eiweißsubstanzen nur sehr geringe Mengen von Fett und große Massen von Stärke beherbergen, keimen lassen, solange bis sämmtliche Reservestoffe

aufgezehrt sind. Dann finden wir in dem Pinienkeim Harzgänge mit Balsa gefüllt und in verschiedenen Zellen lässt sich Gerbstoff nachweisen; in de Bohnenkeim findet man zahlreiche longitudinale Zellreihen dicht mit ein Lösung von Gerbstoff erfüllt und rothen Farbstoff beigemengt. Die chemiscl Analyse würde in beiden Fällen noch kleine Mengen verschiedener ander chemischer Verbindungen ergeben. Es leuchtet ein, dass die genannt Stoffe, Harz und Gerbstoff ebenso wie die Pflanzensäuren, welche wacl senden Organen niemals fehlen, ebenfalls aus den Reservestoffen entstande sein müssen, und da man weiß, dass die Quantität der Eiweißsubstanze bei der Keimung nicht vermindert wird, so folgt also, dass auch der Gerbstoff und das Harz, die Pflanzensäuren und andere stickstofffreie Bestandtheile der Keimpflanzen bei der Pinie aus dem Fett, bei der Bohne aus dem Stärkemehl entstanden sein müssen. Unter diesen Stoffen bieten aber das Harz und der Gerbstoff noch die besondere Eigenthümlichkeit dar, dass sie aus den Behältern, in denen sie während der Keimung sich ansammeln, später nicht verschwinden; sie bleiben ebenso wie das Calciumoxalat, wo sie einmal entstanden sind, unbenutzt liegen. Was hier beispielsweise von der Pinie und Bohne gesagt wurde, gilt aber allgemein: die bei dem Wachsthum der Organe und dem damit verbundenen Stoffwechsel entstehenden Harze, ätherischen Öle, meisten Gerbstoffe, ebenso verschiedene (wohl nicht alle) gummiähnliche Inhalte der früher beschriebenen Sekretbehälter sind Stoffe, welche aus dem Stoffwechsel ausgetreten sind, keine weitere Verwendung bei der Ernährung und dem Wachsthum der Organe finden und dadurch eben von den drei Gruppen der Baustoffe sich ganz wesentlich unterscheiden. Wahrscheinlich sind diesen nutzlosen Sekreten auch die Pflanzenalkaloide beizuzählen und sicherlich auch die in vegetirenden Organen so häufig auftretenden Farbstoffe. Wie und warum alle diese bei verschiedenen Pflanzen sehr verschiedenen Stoffe entstehen, ist nicht bekannt; für uns aber bleibt die Hauptsache, dass sie eben keine weitere Verwendung im Stoffwechsel finden.

Endlich ist hier darauf hinzuweisen, dass manche organische Stoffe, nicht bei dem Stoffwechsel, der das Wachsthum begleitet, entstehen, sondern durch spätere Metamorphosen vorher organisirter Zellentheile sich bilden und dann ebenfalls im Stoffwechsel keine weitere Verwendung finden. Dahin gehören vor Allem das Bassorin, das Traganthgummi, das Gummi arabicum, der Leinsamenschleim und ähnliche Gebilde, die sämmtlich durch eine spätere chemische Metamorphose des Zellstoffs gewisser Zellwände entstehen und gleich den Sekreten unter Umständen für die Pflanze von Nutzen sein können, aber im Stoffwechsel selbst keine weitere Rolle spielen. Dass auch protoplasmatische Gebilde einer nachträglichen Degradation verfallen und entweder ganz oder theilweise im Stoffwechsel keine weitere Verwendung finden, geht aus dem in der letzten Vorlesung über die Zerstörung des Chlorophylls Gesagten hervor und es scheint, dass auch alte Zellkerne, sowie

die dünnen Protoplasmaschläuche alter Parenchymzellen häufig genug als träge Massen bis zur Zerstörung der Organe liegen bleiben. Von manchen anderen organischen Verbindungen, wie den Pectinstoffen, den sogenannten Glykosiden und manchen noch zweifelhaften Gerbsäuren, ist die Betheiligung am Stoffwechsel noch sehr zweifelhaft. Dasselbe gilt auch von den Pflanzensäuren, der Äpfelsäure, Citronensäure, Weinsäure, Ameisensäure, Essigsäure u. a., deren weite Verbreitung wohl gewöhnlich die Ursache der sauren Reaktion der Parenchymsäfte ist. Nach einer von Hugo de Vries neuerlich ausgesprochenen Ansicht[1]) würde die Bedeutung dieser Säuren vorwiegend eine mechanische bei dem Wachsthum sein, insofern sie die Turgescenz der wachsenden Zellen erhöhen und so zur Ausdehnung der wachsenden Zellwände beitragen. Dass die ebenfalls hierher gehörige Oxalsäure für gewöhnlich, zumal wenn sie als Calciumoxalat auskrystallisirt, keine weitere Verwendung im Stoffwechsel findet, wurde schon vorhin betont; doch soll unter Umständen das Calciumoxalat wieder aufgelöst werden und zuweilen findet sich die Säure an Alkalien gebunden, wie im Sauerampfer und Sauerklee, wo sie vielleicht dem Stoffwechsel noch nicht ganz entzogen ist. Dass die Pflanzenalkaloide wenigstens nicht allgemein, wenn sie einmal gebildet sind, in den Stoffwechsel wieder eintreten, dürfte aus dem, was über ihr Vorkommen bekannt ist, als wahrscheinlich gelten.

Hauptsache für die physiologische Beurtheilung eines Pflanzenstoffes bleibt immer, ob derselbe, wenn er irgendwo im Gewebe aufgetreten ist, dann bei weiterem Wachsthum und fortschreitendem Stoffwechsel wieder aus seinen Behältern verschwindet oder träge in denselben liegen bleibt, in welchem Falle eine weitere Betheiligung am Stoffwechsel von selbst ausgeschlossen ist. So ziemlich von allen in den sogenannten Sekretbehältern enthaltenen Stoffen gilt das Letztere. Für die Erhaltung der Individuen, sowie für die Fortpflanzung können freilich auch solche Stoffe, die im Stoffwechsel keine Verwendung mehr finden, von mannigfaltigster, gelegentlicher Bedeutung sein. So ist z. B. der Holzstoff, welcher die Zellwandungen der Gefäße, Holzzellen und Sklerenchymfasern durchdringt, für die Festigkeit und die Wasserleitung in derartigen Zellwänden von maßgebender Bedeutung, ebenso das Wachs in der Epidermis und auf der Cuticula ein Schutzmittel gegen Verdunstung und zugleich gegen das Eindringen von Wasser, so sind Säuren an der Wurzeloberfläche, wie früher gezeigt wurde, eine Bedingung für die Aufnahme absorbirter Nährstoffe: die Farbstoffe der Blüthen spielen, wie man annimmt, eine große Rolle bei der Bestäubung, insofern dadurch Insekten zu den Befruchtungsorganen hingelockt werden; die großen Massen von Zucker und organischen Säuren, welche im Fruchtfleisch der Obstarten, Weinbeeren, Orangen u. s. w. sich anhäufen, sind für den Stoffwechsel natürlich auch verloren, können aber bei wildwachsenden Pflanzen insofern von Nutzen sein, als Vögel und andere Thiere derartige Früchte verzehren und die unverdauten Samen später wieder von sich geben. Dass durch

Kultur und künstliche Auswahl der Varietäten auch die Stoffbildung in d
Pflanzen wesentlich beeinflusst werden kann, zeigt die immer zunehmen
Zahl der verschiedenen Blüthenfärbungen der Gartenpflanzen und die gr
Zahl der verschieden schmeckenden Obstsorten und Weinvarietäten,
sämmtlich durch Kultur entstanden sind.

Indessen sind dies für uns einstweilen nebensächliche Dinge, da
uns bei der heutigen Betrachtung nur darauf ankommt zu constatiren, d
all' die verschiedenen Stoffe der Pflanzen sich aus der im assimilirend
Chlorophyll entstandenen Stärke unmittelbar oder mittelbar ableiten lass
und dass zunächst nur eine ganz bestimmte Anzahl von Stoffwechselpr
dukten, nämlich die Kohlehydrate, Fette und Eiweißstoffe, als die Bausto
wachsender Pflanzenorgane in Betracht kommen und dass aus diesen a
übrigen als Sekrete oder Degradationsprodukte auftretenden Stoffe abz
leiten sind.

Wenn nun unter dem Einfluss des Lichts in den Blättern Stärke en
steht, so wird die Substanz derselben sowie die auf ihre Kosten entsta
denen anderen plastischen Stoffe durch die Blattstiele den Sprossax
zugeführt, um innerhalb derselben theils abwärts zu den wachsend
Wurzelspitzen, theils aufwärts zu den in Entfaltung begriffenen Knospen
gelangen und an beiden Orten das Material zum Wachsthum der Organe
liefern. So kann, wie es zumal bei den einjährigen Sommerpflanzen g
schieht, Assimilation und Verbrauch der Assimilationsprodukte zum Wach
thum gleichzeitig fortschreiten, ohne dass eine beträchtliche Anhäufu
unverbrauchter plastischer Stoffe stattfände. In den meisten Fällen jedo
und ganz besonders gegen den Schluss der Vegetationsperiode hin ist d
Verbrauch zum Zwecke des Wachsthums geringer als die Erzeugung solch
Stoffe durch die Assimilation. Der so entstehende Überschuss von Stof
wechselprodukten wird dann in den Geweben der Pflanze aufgespeicher
um bis zum Anfang der nächsten Vegetationsperiode aufbewahrt zu werde
in diesem Zustande nennt man sie **Reservestoffe** — ein Name, der v
THEODOR HARTIG vor einigen Jahrzehnten eingeführt wurde. Die Reserv
stoffe können sich im Parenchym und Siebröhrengewebe aller überhau
perennirenden Organe anhäufen, so besonders bei den Bäumen und sonst
gen Holzpflanzen, deren Zweige, Äste, Stämme, Wurzeln ihre Rinde u
parenchymatischen Zellen des Splintes während des Sommers und Herbst
mit Reservestoffen erfüllen, die dann bei dem Austreiben der Knospen i
Frühjahr wieder verbraucht werden. Findet am Schluss der Vegetation
periode die Bildung von Samenkörnern statt, so häufen sich ganz besonde
in diesen mit Ausschluss aller nicht plastischen Verbindungen große Mass
von Reservestoffen an und bei einjährigen Pflanzen sind die Samenkörn
sogar die einzigen Reservestoffbehälter. Bei allen perennirenden Pflanz
aber sind es vorwiegend die unterirdischen Wurzelstöcke, Rhizome, Zwi
beln, Knollen u. dgl., welche speciell die Aufgabe erfüllen, die während d

Vegetationszeit assimilirten Stoffe in sich aufzunehmen und sie bei der Bildung der Keimtriebe und Wurzeln am Beginn der nächsten Vegetations-

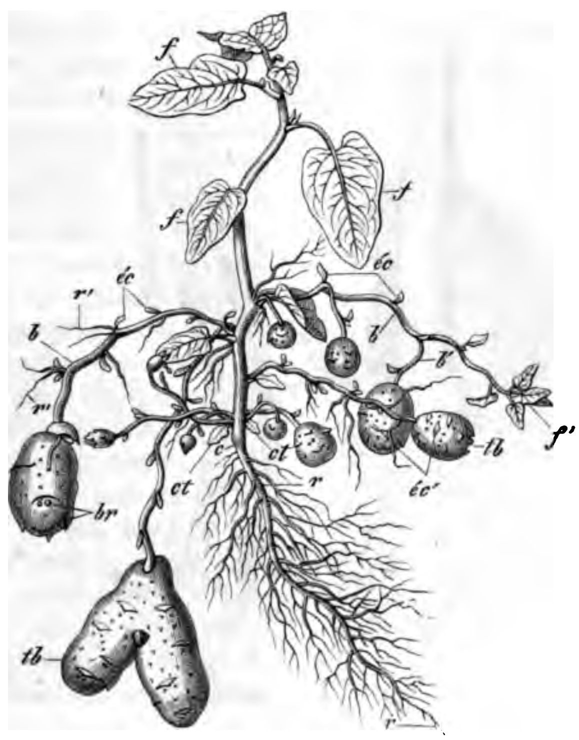


Fig. 226. Eine aus Samenkorn erwachsene Kartoffelpflanze; *r r* die Wurzel, *ct* Codyledonen, *f f* Blätter, *b b* unterirdische Sprosse, welche die Knollen *tb* erzeugen (nach Duchartre).

periode an diese wachsenden Theile abzugeben Überhaupt können Organe der verschiedensten Art als Reservestoffbehälter fungiren; bei den sogenannten immergrünen Pflanzen dienen sogar die grünen Laubblätter während des Winters nebenbei mit zur Aufbewahrung von Assimilationsprodukten und bei den Algen ist es eine ganz gewöhnliche Erscheinung, dass chlorophyllreiche Zellen sich am Schluss der Vegetationsperiode mit Reservestoffen dicht anfüllen. Überhaupt soll das hier in Kürze Gesagte nur auf das principiell Wichtige aufmerksam machen, denn die Pflanzenwelt ist geradezu unerschöpflich in der Mannigfaltigkeit von Organisationserscheinungen, welche mit der Anhäufung von Reservestoffen und ihrem späteren Verbrauch zusammenhängen. Selbst Pilze, deren Ernährung wir später noch näher betrachten werden, bilden gelegentlich Reservestoffbehälter, sogenannte Sklerotien u. dgl. Die ganze Lebensweise einer Pflanzenart ist auf das Innigste verknüpft mit der Art und Weise, wie die ausdauernden Organe als Reservestoffbehälter benutzt werden. Sehr häufig bleibt von der ganzen, im Sommer entfalteten, reich belaubten und bewurzelten

Pflanze am Schluss der Vegetationsperiode weiter nichts übrig als ebe
Reservestoffbehälter verbunden mit einer oder mehreren Knospen. S

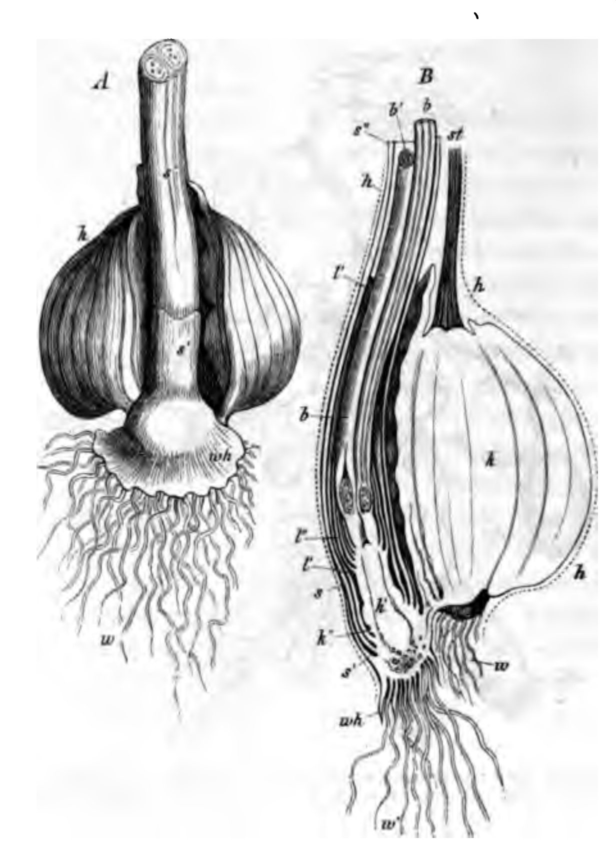
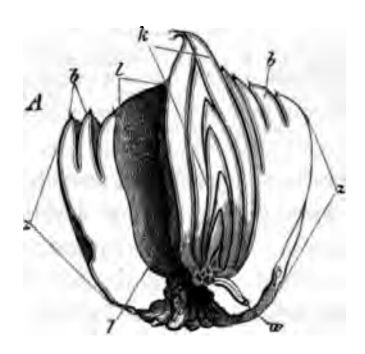


Fig. 227. *Colchicum autumnale*, die unterirdischen Theile einer blühenden Pflanze: *A* von vorn und
gesehen: *k* die Knolle, *s'* und *s''* Niederblätter, welche den Blüthenstengel umhüllen, *wh* dessen
aus welcher die Wurzeln *w* hervortreten. *B* Längsschnitt des vorigen (Ebene des Schnittes se
auf dem Papier): *h h* eine braune Haut, welche alle unterirdischen Theile der Pflanze umhüllt;
vorjährige Blüthen- und Laubstengel, er ist abgestorben und nur seine zur Knolle *k* angesch
Basalportion noch als Reservestoffbehälter für die neue, jetzt eben blühende Pflanze vorhande
letztere ist ein Seitenspross aus der Basis der Knolle *k*, sie besteht aus der Axe, aus deren Ba
Wurzeln *w'* kommen und deren mittleres Stück *k'* im nächsten Jahr zur Knolle anschwillt, währ
alte Knolle *k* schwindet; die Axe trägt die Scheidenblätter *s*, *s'*, *s''*, die Laubblätter *l'*, *l''*; in den
der obersten Laubblätter stehen die Blüthen *b*, *b'*, zwischen denen die Axe selbst frei endigt. Die
blätter sind zur Blüthezeit noch klein, sie treten im nächsten Frühjahr sammt den Früchten a
Erde hervor, das Axenstück *k'* schwillt alsdann zur neuen Knolle auf, an welcher sich die Axelkn
zur neuen blühbaren Axe entwickelt, während die Scheide des untersten Laubblattes zu der umhü
braunen Haut sich umbildet.

es z. B. bei Ophrys-Arten, bei Aconitum Napellus, bei den meisten Zwi
pflanzen und Knollengewächsen wie Colchicum (Fig. 227). Die Hauptm
eines solchen ausdauernden Körpers besteht aus parenchymatischem
webe, erfüllt mit plastischen Reservestoffen, wogegen die später zur
wicklung kommenden Keimsprosse in Form kleiner Knospen den W
überdauern; im Ganzen ist dieses Princip bei den Samenkörnern auch
gehalten; der eigentlich entwicklungsfähige Theil des darin enthal

Embryos, d. h. die Keimknospe und Keimwurzel, ist selbst bei sehr großen Samenkörnern winzig klein, während die Masse der Reservestoffe unvergleichlich größer ist; diese sind entweder im Endosperm abgelagert, aus welchem später bei der Keimung die junge Pflanze ihre Nahrungsstoffe aufsaugt, oder die beiden ersten Blätter, die sogenannten Cotyledonen, des Keimpflänzchens selbst wachsen zu enormer Größe heran und erfüllen sich mit den Reservestoffen, die dann bei der Keimung ohne Weiteres in die Gewebeschichten der wachsenden Organe hineingeführt werden. Zur Erläuterung der hier nur flüchtig angedeuteten, mit der Ernährung aber innig zusammenhängenden Organisationsverhältnisse verweise ich auf die im Text dieser Vorlesung zerstreuten Abbildungen und die zugehörigen Figurenerklärungen.



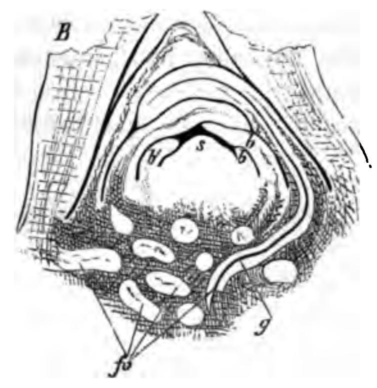


Fig. 228. Zwiebeln von Fritillaria imperialis im November; *A* Längsschnitt der ganzen Zwiebel verkleinert: *zz* die verwachsenen unteren Partien der Zwiebelschalen, *b b* deren freie obere Theile, dieselben umschließen einen Hohlraum *l*, der den abgefaulten Blüthenstengel enthielt; in der Axel des innersten Zwiebelblattes ist die Ersatzknospe *k* fürs nächste Jahr entstanden: ihre ersten Blätter werden die neue Zwiebel bilden, während sich ihr Stamm als Blüthenstengel entwickelt; aus der Axe dieser Knospe entspringt die Wurzel *w*. — *B* Längsschnitt der Scheitelregion der Ersatzknospe, *s* Stammscheitel, *b*, *b'*, *b''* jüngste Blätter.

Die Form, in welcher die plastischen Stoffe in den Reservestoffbehältern aufbewahrt werden, kann eine sehr verschiedene sein, Hauptsache bleibt immer, dass neben eiweißartigen Substanzen auch stickstofffreie Verbindungen vorhanden sind, deren Masse gewöhnlich weit überwiegt; diese letzteren sind, wo es sich um Wurzelstöcke, Zwiebeln, Knollen und andere saftige Reservestoffbehälter handelt, gewöhnlich Kolehydrate mit mehr oder minder beträchtlichen Procentsätzen von Fett. Bei den Samenkörnern ist es dagegen häufiger, dass die Stärke mit der Reife ganz verschwindet und neben Eiweißstoffen nur noch große Quantitäten von Fett als Reservestoff übrig bleiben.

Die Form, in welcher die Eiweißsubstanzen in den Reservestoffbehältern zur Ruhe kommen, kann wenigstens bei saftigen Organen, Zwiebeln, Knollen, Rhizomen, die des Protoplasmas selbst sein, wenigstens findet man in vielen derartigen Fällen in den Reservestoffbehältern beträchtliche Quantitäten von lebendigem Protoplasma, welche bei dem Verbrauch der Reservestoffe ebenfalls verbraucht werden; so z. B. sehr deutlich in den Schalen

unserer gemeinen Küchenzwiebel und den Kartoffelknollen. In solchen Fäll
scheint aber gewöhnlich noch Albumin oder sonst ein löslicher Eiweißst
im Zellsaft vorhanden zu sein. Und in selteneren Fällen kann ein allerdin
verhältnissmäßig nur kleiner Th
der nichtorganisirten Eiweißsubsta
in Form von Krystalloiden vorhand
sein. Am besten bekannt ist di
bei unserer gemeinen Kartoffelknoll
wo man im Herbst und Winter, b
sonders dicht unter der Schale, z
weilen aber auch im gesammt
Parenchym, prachtvoll ausgebildete, farblose Würfel oder auch Tetraed
im Protoplasma liegend vorfindet. Die sorgfältigen Studien, welche m
diesen und den später zu nennenden Krystalloiden gewidmet hat, lassen nicht den geringsten Zweifel darüber, dass sie einerseits aus Eiweißsubstanz bestehen und andrerseits echten Krystallen in allen Punkten gleichen, nur mit dem einzigen Unterschied, dass sie quellungsfähig

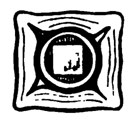


Fig. 229. Ein Krystalloid der Kartoffelknolle, im frischen Zustand ein tadelloser Würfel, durch Jodalkohol und Glycerin verändert. Es hat sich im Innern eine Kugelschale ausgesondert, die einen kleinen Würfel umschließt.

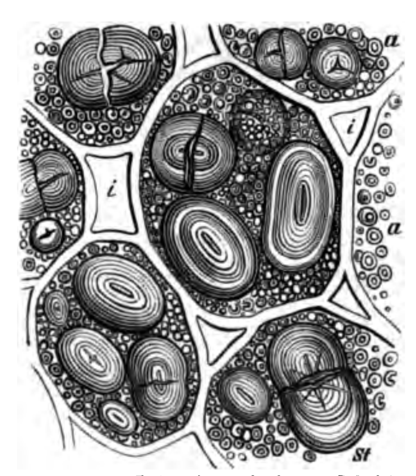


Fig. 230. Einige Zellen eines sehr dünnen Schnittes durch einen Cotyledon des Keims im reifen Samen von Pisum sativum; die großen concentrisch geschichteten Körner *St* sind Stärkekörner (durchschnitten), die kleinen Körnchen *a* sind Aleuronkörner, vorwiegend aus Legumin mit wenig Fett bestehend; *i* die Zwischenzellräume.

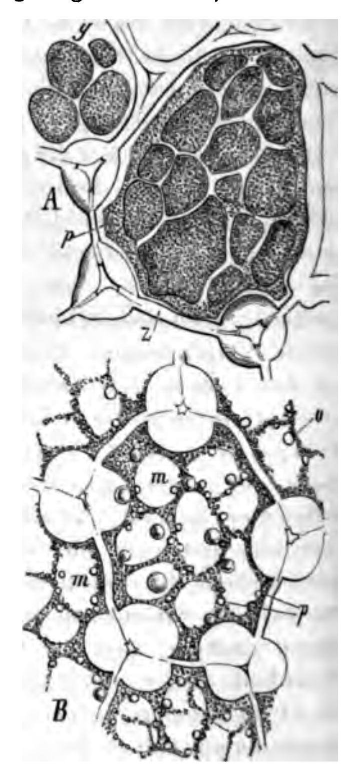


Fig. 231. Zellen aus dem Cotyledon des reifen Samens von Lupinus varius; *A* in jodhaltigem Alkohol, *B* nach Zerstörung der Körner durch Schwefelsäure. — *Z* die Zellhaut, *p* die protoplasmatische, fettarme Grundmasse, *y* die Aleuronkörner, *o* Fetttropfen durch Wirkung der Schwefelsäure aus der Grundmasse ausgetrieben; *m* leere Räume, aus denen die Aleuronkörner weggelöst sind (500).

sind [5]). Die Eiweißstoffe der reifen Samenkörner zeigen ein verschiedene
Verhalten, je nachdem der andere Reservestoff Stärke oder Fett ist: be

stärkereichen Samen, wie z. B. der Bohne, Erbse, unseren Getreidearten, Kastanien u. dgl., wird der Zellraum zum größten Theil von Stärkekörnern ausgefüllt, die Zwischenräume zwischen diesen aber enthalten Eiweißsubstanzen in Form kleiner, rundlicher Körnchen, welche bei den Leguminosen aus Vitellin, bei den Getreidearten aus einem Gemenge verschiedener Eiweißstoffe, bei dem Weizen zumal auch aus Kleber bestehen. Ganz anders verhält sich die Sache bei den fettreichen Samen, wie denen der Coniferen, Palmen, Cucurbitaceen, Umbelliferen, Solaneen, Euphorbiaceen u. a. Hier erblickt man auf feinen Schnitten durch das Gewebe des Reservestoffbehälters (Endosperm resp. Cotyledonen) den Zellraum vorwiegend ausgefüllt mit rundlichen, glänzenden Körnern, den sogenannten Aleuronkörnern, welche immer aus Eiweißsubstanzen bestehen; die Zwischenräume derselben innerhalb der Zellen sind vorwiegend mit formlosem Fett ausgefüllt, nach dessen zweckmäßiger Beseitigung man noch ein mageres, substanzarmes Netzwerk von protoplasmatischer Natur vorfindet, wie unsere Fig. 232 zeigt. Die Aleuronkörner sind entweder in reinem oder jedenfalls in ganz schwach alkalischem Wasser oder auch in zehnprocentiger Kochsalzlösung löslich. Sie enthalten jederzeit sogenannte Globoide, d. h. rundliche, glänzende Körperchen, die aus phosphorsaurer Kalkmagnesia bestehen sollen, jedenfalls wohl immer ein Magnesiumsalz enthalten [6]). In vielen Fällen, aber keineswegs sehr häufig ist in jedem Aleuronkorn ein Krystalloid von Eiweißsubstanz enthalten, besonders schön bei Ricinus und anderen Euphorbiaceen, auch in den Cotyledonen der Paranuss (Bertholletia excelsa, einer Myrthacee), im Endosperm von Musa Hillii und vielen anderen Samen. Diese Krystalloide bleiben zurück, wenn die sie umgebende amorphe Eiweißsubstanz durch Wasser aufgelöst worden ist; sie sind also schwerer löslich als jene. Nach den sehr sorgfältigen Untersuchungen SCHIMPER's gehören sämmtliche Krystalloide von eiweißartiger Substanz, die man bisher kennt, entweder dem regulären Krystallsystem an, wie die Würfel in der Kartoffel und die Octaeder in den Aleuronkörnern von Ricinus, oder dem hexagonalen System, wie die großen rhomboedrischen Krystalle der Paranuss und die von Musa Hillii und Sparganium ramosum. Es ist hier nicht der Ort, auf die krystallographischen Eigenschaften dieser merkwürdigen Gebilde näher einzugehen, wichtiger

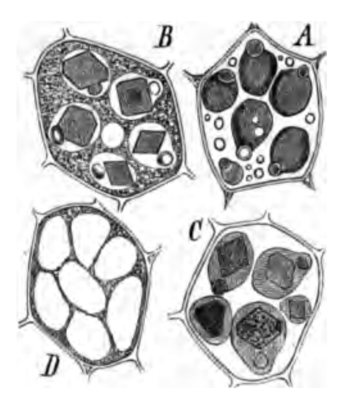


Fig. 232. Zellen aus dem Endosperm von Ricinus communis (800). *A* frisch in dickem Glycerin, *B* in verdünntem Glycerin, *C* in Glycerin erwärmt; *D* nach Behandlung mit Jodalkohol sind die Aleuronkörner durch Schwefelsäure zerstört, die Eiweißsubstanz der Grundmasse als Netz zurückgeblieben. In den Aleuronkörnern erkennt man das Globoid und (in *B*, *C*) das Krystalloid.

scheint für den Augenblick die Bemerkung, dass niemals die gesammt Eiweißsubstanz eines Samens oder sonstigen Reservestoffbehälters i krystallinischer Form auftritt, dass vielmehr neben ihr immer noch amorph Substanz vorhanden ist und dass, wie es scheint, in der Mehrzahl der Same und gewiss der großen Mehrzahl saftiger Reservestoffbehälter keine Krystalloide angetroffen werden. Bei der Keimung werden sie, wo sie vorkommen aufgelöst und gleich der amorphen oder auch als Protoplasma vorhandene Reservesubstanz in die wachsenden Theile übergeführt, um dort zur Bildung von Protoplasma zu dienen. Wie Stärkekörner und andere Reservestoffe kommen Krystalloide von eiweißartiger Substanz auch in Organen vor, die nicht als Reservestoffbehälter im engeren Sinne betrachtet werden können, wo sie vielmehr als zeitweilige Ablagerungen plastischer Substanz für besondere Zwecke des Stoffwechsels sich einfinden. Dahin gehören vor Allem die in den Zellkernen von Lathraea squamaria von Radlkofer (1858) in fast allen Theilen dieser Pflanze, so wie die von Julius Klein in den Zellkernen von Pinguicula und Utricularia entdeckten Krystalloide; nicht in den Kernen, aber im lebenden Zellinhalt fand Klein Krystalloide bei zahlreichen Meeresalgen, zumal den Siphoneen (Acetabularia, Bryopsis, Codium u. a.) und vielen Florideen (Bornetia, Ceramium, Polysiphonia u. a.). Endlich wäre hier der von Cramer entdeckten Rhodosperminkrystalle zu gedenken, welche aus dem Zellinhalte der Florideen durch Einwirkung von Kochsalzlösung, Alkohol oder Glycerin entstehen. In den Fruchtträgern von Pilobolus (eines mit Mucor nahe verwandten Pilzes) fand Klein ebenfalls Krystalloide.

Besser als die verschiedenen Arten der Eiweißstoffe sind in ihrem chemischen Verhalten die verschiedenen Kohlehydrate bekannt. In physiologischer Hinsicht aber lässt sich zeigen, dass auch die verschiedensten Glieder dieser Gruppe, die Stärke, Zuckerarten, Inulin, Cellulose insofern vollständig gleichwerthig sind, als sie als Reservestoffe einander vertreten können: während in den allermeisten Knollen und sonstigen saftigen Reservestoffbehältern, Rinde und Holz der Bäume und vielen Samenkörnern, ganz vorwiegend Stärke als Reservestoff abgelagert wird, finden wir ganz zu demselben Zweck in den ausdauernden Organen der Compositen, in den Knollen von Dahlia, Helianthus tuberosus, in den Wurzeln von Inula Hellenium, Taraxacum officinale u. s. w. eine concentrirte Lösung von Inulin, welche bei der Bildung neuer Keimtriebe geradeso verbraucht wird, wie sonst die Stärke; in der Runkelrübe dagegen häuft sich gegen den Schluss der ersten Vegetationsperiode Rohrzucker im parenchymatischen Gewebe an, in den Zwiebelschalen unserer Küchenzwiebel aber ein Gemenge von Traubenzucker und anderen Glykosearten, die hier dieselbe Rolle spielen, wie die Stärke in den Zwiebeln der Tulpe und Kaiserkrone. Aber auch der Zellstoff selbst, der für gewöhnlich nur als eines der Endprodukte des Stoffwechsels auftritt, kann die Rolle eines Reservestoffes übernehmen: das

rm der Dattelkerne und mancher anderer Palmen, ebenso das große rm des Samens von Phytelephas (vegetabilisches Elfenbein) besteht :m äußerst dickwandigen Gewebe, dessen geschichtete und ge- Zellwände aus reinem Zellstoff gebildet sind, der bei der Keimung wird und in Form von Zucker in die Keimpflanze übertritt, also selbe Rolle spielt, wie sonst die Stärke, das Inulin und der Zucker.

e nähere Charakteristik der Zuckerarten würde uns hier ganz in nische Gebiet einführen; sie kommen in den Pflanzen immer gelöst wenn sie in fester Form gewonnen werden, so sind es entweder ystalle, wie beim Rohrzucker, oder krystallinische, krümelige Aggre- e bei den Glykose- lie sich chemisch s dadurch aus- , dass sie in alka- ösung Kupfersalze duciren, wogegen zucker mit diesem nur eine blaue eit liefert. Charak- ier ist schon das im Safte lebender it es gelöst; wird doch ausgepresst, gt es sich in Form weißer Körnchen welche krystalli- ruktur besitzen [7]. tlicher tritt aber stallinische Natur ins hervor, wenn linhaltige Knollen Zeit in Alkohol isst: dann bilden ewebe sogenannte rystalle, d. h. kry- he Aggregate von rundlichen For- ihrerseits aus ra- ellten, von einem chaftlichen Cen- usgehenden Ele- bestehen. Solche Aggregate umfassen nicht selten umfangreiche complexe. Die Sphärokrystalle zeigen im dunklen Gesichtsfeld des

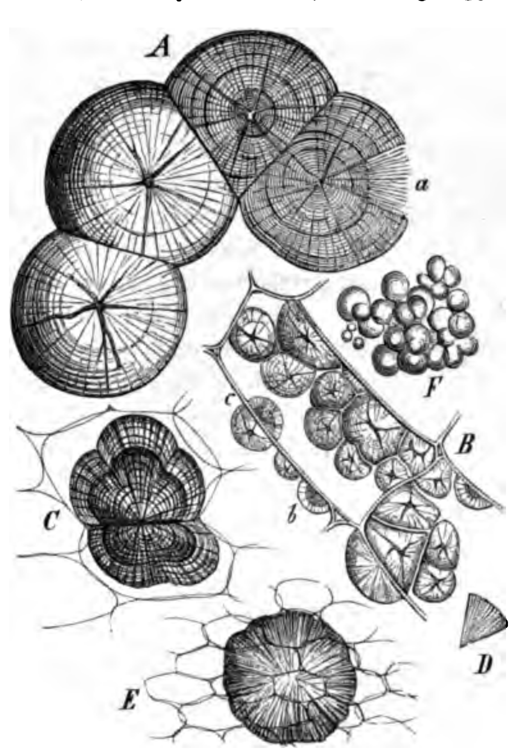


Fig. 233. Sphärokrystalle von Inulin. *A* aus einer wässerigen Lösung nach 2½ Monaten abgesetzt; bei *a* beginnende Einwirkung von Salpetersäure. — *B* Zellen der Wurzelknolle von Dahlia variabilis: ein dünner Schnitt hatte 24 Stunden in Alkohol von 90 Proc. gelegen und war dann in Wasser getaucht worden. — *C* zwei Zellen mit halben Sphärokrystallen, die ihr gemeinsames Centrum in der Mitte der trennenden Zellwand haben: aus einem 8 Mill. dicken Internodium am Gipfel einer ältern Pflanze von Helianthus tuberosus, welches längere Zeit in Alkohol gelegen. — *D* Bruchstück eines Sphärokrystalls. — *E* ein großer, viele Zellen umfassender Sphärokrystall aus einem größeren Knollenstück von Hel. tub. nach längerem Liegen in Alkohol. — *F* Inulin nach Verdunstung des Wassers aus einem dünnen Schnitt aus den Knollen von Hel. tub. (nach 550mal. Vergr.; *E* schwächer vergr.).

Polarisationsmikroskopes ein leuchtendes Kreuz entsprechend der krystal nischen Struktur. Durch Erwärmung bis 50—60° C. werden die Sphär krystalle wieder gelöst; sie bilden sich auch durch Wirkung des Frostes den inulinhaltigen Zellen.

Der als Reservesubstanz auftretende Zellstoff zeigt keine wesentli anderen Eigenschaften als solche, die man auch sonst an stark verdickt Zellwänden wahrnimmt, nur dass er niemals verholzt. Doch ist hier nac zutragen, dass die Mittellamellen derartigen Gewebes bei der Auflösung d Verdickungsschichten persistiren und nicht mit aufgelöst werden.

Etwas länger müssen wir bei der Betrachtung der Stärke verweilen sie kommt immer in den Pflanzen in Form rundlicher, fester, harter, b hinreichendem Druck zerspaltender Körnchen vor, welche von einer au bei stärkster Vergrößerung kaum noch sichtbaren Größe bis zu 0,2 Mill meter in seltenen Fällen heranwachsen können, aber gewöhnlich nur eini Tausendtel oder Hundertel Millimeter Durchmesser haben und das beträch liche specifische Gewicht von 1,56 besitzen. In Folge dieser Eigenschaft und weil sie in kaltem Wasser unlöslich sind, ist es leicht, die Stärke a stärkereichen Knollen, Samen und sonstigen Organen in Masse zu gewinne es genügt, derartige Pflanzentheile zu zerreiben oder sonstwie zu zermalme wie ja auch das gewöhnliche Weizenmehl nur durch Zermalmung der Weizenkörner gewonnen wird, und sodann die zerriebene Gewebemasse mi vielem Wasser abzuschlemmen, um als Bodensatz reines Stärkemehl zu gewinnen. Bei der mikroskopischen Beobachtung fallen die etwas größeren Stärkekörnchen in den Zellen durch ihre starke Lichtbrechung und entsprechenden Glanz auf; bei Zusatz von Jodlösungen verschiedenster Art färben sie sich je nach dem Jodquantum himmelblau bis blauschwarz. Die Struktur der Stärkekörner wurde besonders von NAEGELI sehr eingehend untersucht (1859), durch dessen Forschungen zuerst eine tiefere Einsicht in die innerste Struktur organisirter Körper gewonnen wurde. Es ist jedoch nicht nöthig, hier auf diese Dinge tiefer einzugehen; es genügt, einstweilen hervorzuheben, dass die Stärkekörner die verschiedensten Formen besitzen können und zwar so, dass jede Pflanze solche von charakteristischer Form producirt. Diese charakteristischen Formen treten jedoch erst bei den großen völlig ausgebildeten Körnern deutlich hervor, denn die noch jungen und sehr kleinen Körnchen sind meist kugelrund oder Kugelabschnitte, die sich erst später bei weiterem Wachsthum zu den charakteristischen Formen entwickeln. — Um von diesen letzteren nur einige wenige anzuführen, verweise ich zunächst auf Fig. 234, welche verschiedene Formen der Stärke aus Kartoffelknollen dartellt; die großen und nicht zusammengesetzten Körner sind hier ungefähr eiförmig, mit excentrischem Kern; die Stärkekörner der Bohnen, Erbsen und anderen Leguminosen sind dagegen ellipsoidisch mit einem in der Mitte der Substanz bei trockenen Körnern ver laufenden Spalt. Die Stärkekörner des Roggens und Weizens haben d

Form biconvexer Linsen, Fig. 235 *B*, die der Curcumaknollen sind elliptische Tafeln, welche an dem einen Ende einen zapfenartigen Griff be-

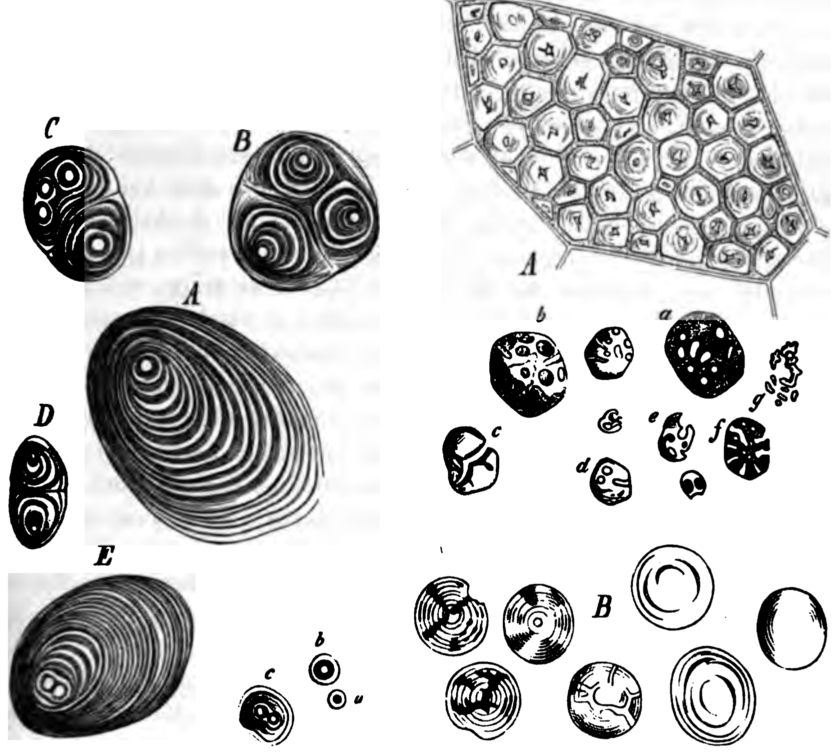


Fig. 234. Stärkekörner aus einer Kartoffelknolle (800). *A* ein älteres einfaches Korn, *B* ein halb zusammengesetztes Korn, *C*, *D* ganz zusammengesetzte Körner, *E* ein älteres Korn, dessen Kern sich getheilt hat; *a* ein sehr junges Korn, *b* ein älteres, *c* noch älter mit getheiltem Kern.

Fig. 235. *A* eine Zelle des Endosperms von Zea Mais mit dicht gedrängten, deshalb polyedrisch geformten Stärkekörnern erfüllt; zwischen den Körnern liegen dünne Platten von vertrocknetem feinkörnigem Protoplasma; durch Austrocknung sind im Innern der Körner kleine Höhlungen und Risse entstanden. *a*—*g* Stärkekörner aus dem Endosperm eines keimenden Maissamens. — *B* Stärkekörner (linsenförmige) aus dem Endosperm eines keimenden Samens von Triticum vulgare; die beginnende Einwirkung des Ferments macht sich zunächst durch deutlicheres Hervortreten der Schichtung bemerklich (800).

sitzen, in welchem der sogenannte Kern liegt. Wo in trockenen Samenkörnern die Stärkekörner in großer Zahl und vorwaltender Masse in den Zellen angehäuft sind, wie bei dem Mais und Reis, da können sie polyedrisch geformt und so dicht zusammengelagert sein, dass zwischen ihnen nur sehr dünne, mit eiweißartiger Substanz erfüllte Räume übrig bleiben (Fig. 235 *A*). Dies alles sind einfache Körner. Die zusammengesetzten bestehen aus einigen, vielen oder sehr vielen, selbst bis Tausenden von einzelnen Stärkekörnern, die aber so zusammengelagert sind, dass sie zusammen ein rundliches Korn darstellen, welches bei hinreichendem Druck in seine einzelnen Körnchen zerfällt, so z. B. im Endosperm des Hafers, von Mirabilis Jalappa und anderen Samenkörnern. Als halb zusammengesetzte bezeichnete Naegeli

solche Formen wie in unserer Fig. 234 *B*, *C*, *D*, wo zwei oder drei Stärkekörner nicht bloß mit ihren Flächen fest aneinander liegen, sondern noch von gemeinschaftlichen Umhüllungsschichten eingefasst sind.

Nach den neueren Beobachtungen SCHIMPER's entstehen die ganz zusammengesetzten Stärkekörner dadurch, dass im Innern eines Stärkebildners zunächst punktförmige, dann an Umfang zunehmende Stärkekörnchen sich bilden, die einander schließlich berühren und abplatten, während die Oberfläche des Ganzen dem Umfang des protoplasmatischen Stärkebildners entsprechend eine gerundete bleibt, — ein Vorgang, der auch bei der Stärkebildung im Chlorophyll, vgl. Fig. 222, stattfindet; für die halb zusammengesetzten Stärkekörner ergiebt sich aus SCHIMPER's Darstellung, dass an zwei drei oder mehr Punkten der Oberfläche eines Stärkebildners Körner entstehen, welche an ihrer Berührungsfläche mit dem Stärkebildner am stärksten wachsen, wobei der Kern eines jeden excentrisch nach außen zu liegen kommt, und wenn endlich die Substanz des Stärkebildners selbst völlig aufgezehrt ist, so berühren die Theilkörner einander mit ihren Wachsthumsflächen. Alle einfachen Stärkekörner mit centralem Kern und concentrischem Bau entstehen nach SCHIMPER ganz im Innern eines Stärkebildners, also rings umgeben von dessen Substanz, aus der sie sich ernähren; die excentrisch gebauten Körner dagegen entstehen unter der Oberfläche eines Stärkebildners, durchbrechen, wenn sie größer werden, dieselbe und wachsen dann an der mit dem Stärkebildner verbundenen Seite so, dass der Kern excentrisch nach außen geschoben wird.

Zu den bekanntesten Eigenschaften der Stärkekörner gehört ihre Schichtung: um den schon erwähnten Kern herum ist die Substanz eines Stärkekorns nicht homogen, sondern Schichten von wechselnder Dichtigkeit umgeben bei concentrischem Bau den Kern bis nach außen hin, bei excentrisch gebauten umgiebt nur eine Zahl solcher geschlossener Schichten den Kern, während auf der im Wachsthum geförderten Seite mehr oder minder zahlreiche Schichten liegen, welche sich gegen den Kern hin rückwärts auskeilen, worüber Fig. 234 nachzusehen ist. NAEGELI zeigte zuerst, dass die ganze innere sichtbare Struktur der Stärkekörner auf einer ungleichmäßigen Vertheilung von Wasser und Stärkesubstanz beruht: der Kern besteht immer aus einer wasserreichen, substanzarmen Partie; die Schichten des Korns sind abwechselnd aus wasserreicher und wasserarmer Stärkesubstanz gebildet und zwar so, dass immer die äußerste Schicht eines Korns eine wasserarme, substanzreiche und feste Schicht ist, und ferner nimmt überhaupt der Wassergehalt aller Schichten vom Umfang nach dem Kern hin zu, woraus es sich erklärt, dass bei dem Austrocknen der Stärkekörner Risse im Kern und von diesem ausstrahlend nach der Peripherie hin entstehen.

Die chemische Substanz eines Stärkekorns ist aber, abgesehen von diesem wechselnden Wassergehalt, aus zwei zunächst durch ihre Löslichkeit

verschiedenen Substanzen zusammengesetzt, die man als Granulose und Stärkecellulose unterscheidet; die erstere überwiegt an Masse bei Weitem und ist es zugleich, welche mit Jod die blaue Färbung der Stärkekörner bewirkt, sie lässt sich als die leichter lösliche Substanz durch verschiedene Lösungsmittel aus dem Stärkekorn entfernen, wobei zuletzt die Stärkecellulose allein übrig bleibt, doch so, dass sie noch ein die wesentliche Struktur des Stärkekorns dastellendes Skelet bildet. Werden größere Stärkekörner mit frischem Speichel bei 35—55° C. macerirt, oder nach Franz Schulze in einer gesättigten Kochsalzlösung, welche ein Procent Salzsäure enthält, bei 60 % digerirt, so wird nach mehr oder minder langer Zeit die gesammte Granulose entfernt, d. h. zugleich chemisch verändert, in Zucker verwandelt, während die Stärkecellulose in Form eines geschichteten Skeletes zurückbleibt. Dieses letztere färbt sich mit Jod gar nicht oder kupferroth und repräsentirt nur einige wenige Procente von der Masse des ganzen Stärkekorns. Die verschiedene Löslichkeit beider Substanzen macht sich auch bei der Keimung an den Stärkekörnern in den Reservestoffbehältern geltend, innerhalb der lebenden Zelle aber können die Stärkekörner in sehr verschiedener Art gelöst werden. Zuweilen beginnt die Lösung mit Entfernung der Granulose, während die Cellulose zurückbleibt; doch findet dies oft nur stellenweise statt: die Extraction schreitet an einzelnen Stellen von außen nach innen vor; die extrahirten Stellen färben sich mit wässerigem Jod kupferroth, die noch übrige Masse blau. So fand ich es im Endosperm des keimenden Weizenkorns Fig 235 *B*. In anderen Fällen beginnt die Auflösung ebenfalls an einzelnen Stellen des Umfanges, es wird jedoch sofort die ganze Substanz fortschreitend gelöst, es entstehen Löcher und endlich zerfällt das Korn auch hier in Stücke, wie Fig. 235 *a*—*f* erkennen lässt. In den Cotyledonen der keimenden Bohne beginnt die Auflösung der ellipsoidischen Körner von Innen; noch bevor sie in Stücke zerfallen, wird die Granulose oft so vollständig ausgezogen, dass die Körner mit Jod kupferrothe, stellenweise bläuliche Färbung annehmen. Später wird Alles gelöst. In der keimenden Kartoffel und dem Wurzelstock von Canna dagegen schreitet die Auflösung der Körner von außen nach innen, Schicht um Schicht wegnehmend, vor. Offenbar kommt es hier wie bei der Einwirkung des Speichels darauf an, ob das Lösungsmittel langsam wirkend zuerst nur die Granulose extrahirt oder energisch eingreifend die ganze Substanz löst.

Wenn hier von Lösung der Stärke oder Granulose gesprochen wurde, so ist dabei immer zugleich an eine chemische Verwandlung in Zucker zu denken. Einfach in Wasser löslich sind Stärkekörner als solche nicht. Werden sie jedoch in kaltem Wasser zerdrückt, so tritt ein kleiner Theil der Granulose, wie es scheint, als Lösung aus, welche durch Jod in feinkörnig blauen Häuten gefällt wird. Mit feinem Sand zerriebene Stärkekörner sollen ebenfalls eine wirkliche Granuloselösung an kaltes Wasser abgeben.

Zu den sehr charakteristischen Eigenschaften der Stärke gehört di Kleisterbildung: Wasser von wenigstens 55° C. bewirkt bei den größere wasserreicheren Stärkekörnern ein starkes Aufquellen, was bei kleine dichteren, nach NAEGELI erst bei 65° C. erfolgt. Ist hinreichend Wasser vor handen, so quellen bei dieser Temperatur zuerst die wasserreicheren in neren Theile eines Korns, dann die äußeren; die äußerste Schicht quil überhaupt kaum, sie wird vielmehr zersprengt und bleibt in Form häutige Fetzen in dem durch Quellung erzeugten Kleister zurück. Eine ähnlich Wirkung bringt eine schwache kalte Kali- oder Natronlösung hervor. Da Volumen eines Stärkekorns kann dabei auf das 125fache steigen und sovie Flüssigkeit eingelagert werden, dass das gequollene verkleisterte Korn nu noch 2—0,5% Substanz enthält. — Mit einem hinreichenden große Quantum heißen Wassers zertheilt sich der Kleister so, dass er wie ein homogene Masse erscheint, die aber bei dem Erkalten zu einer durch scheinenden Gallerte gelatinirt. Bei langem Kochen verliert der Stärke kleister die Eigenschaft nach dem Erkalten zu gelatiniren. Die Stärke i dann in eine auch in kaltem Wasser lösliche Modification verwandelt.

Große, vollkommen ausgebildete, zumal einfache Stärkekörner finde man nur in den reifen, ruhenden Reservestoffbehältern; in wachsenden, überhaupt lebhaft vegetirenden Sprossen und Wurzeln und sonstigen Organen, wo sie offenbar in beständiger Bildung und Auflösung begriffen sind, findet man sie nur in kleinen, oft äußerst winzigen Körnchen vor; in solchen Fällen können aber auch die kleinsten Stärkemengen mikroskopisch leicht nachgewiesen werden, indem man dünne Schnitte des betreffenden Pflanzentheiles entweder mit Kalilauge erwärmt oder längere Zeit kalt liegen lässt, dann mit Wasser sorgfältig auswäscht, mit Essigsäure neutralisirt und schließlich sehr verdünnte Jodlösung zusetzt. Die so verkleisterten kleinsten Stärkekörnchen erscheinen nun als voluminöse blaue Körner. Besonders bei Untersuchungen über die Entstehung der Stärke im Chlorophyll, sowie über die Wanderung derselben bei dem Wachsthum der Organe habe ich diese Methode tausendfältig angewandt und ein großer Theil der noch in der folgenden Vorlesung zu beschreibenden Vorgänge bei der Keimung und Stoffwanderung ist auf diese Weise gewonnen worden.

Anmerkungen zur XX. Vorlesung.

1) Über Bildung von Stärke bei der Keimung fetthaltiger Samen vgl. SACHS, Bot. Zeitung, 1859. pag. 178.

2) Über die Verbreitung des Asparagins: BORODIN, Bot. Zeitung, 1878. pag. 801.

3) Vgl. darüber, SACHS, Lehrb. der Bot. IV. Aufl. pag. 690.

4) Über die Bedeutung der Säuren für den Turgor und das Wachsthum der Pflanzenzellen: DE VRIES, Bot. Zeitung, 1879. pag. 847.

5) Die Krystalloide wurden von THEODOR HARTIG entdeckt, Bot. Zeitung, 1856, von RADLKOFER weiter untersucht in seinem Buch »Über Krystalle proteïnartiger Körper«, 1859. Leipzig. — BAILEY entdeckte die Krystalloide in der Kartoffelknolle, Flora 1874. pag. 415. — Unsere jetzigen Anschauungen über die Natur der Krystalloide wurden von NAEGELI begründet: Bot. Mittheilungen I. pag. 217, 1862 (Sitzungsber. der k. bayer. Akademie). Über die Verbreitung der Krystalloide siehe KLEIN in Jahrbücher für wiss. Bot. Bd. XIII. pag. 60. — Das im Text Gesagte stützt sich besonders auf SCHIMPER's Arbeiten: »Über die Krystalle der eiweißartigen Substanzen in der Zeitschrift für Krystallographie« Leipzig 1880 und ferner »Untersuchungen über die Proteïnkrystalle der Pflanzen«, Straßburg 1878. — Man vgl. ferner PFEFFER in den Jahrb. für wiss. Bot. Bd. VIII. 1872.

6) PFEFFER's Angaben darüber in meinem Lehrbuch IV. Aufl. pag. 55.

7) Über das Inulin vgl. SACHS, Bot. Zeitung, 1864, pag. 77 und DRAGENDORFF, Materialien zu einer Monographie des Inulins, Petersburg 1870.

8) Das Hauptwerk über Stärkekörner ist NAEGELI's umfangreiche Darstellung in den pflanzenphysiologischen Untersuchungen von NAEGELI und CRAMER, 1858.

XXI. Vorlesung.

Reaktivirung der Reservestoffe. Fermente. Ruheperioden.

Die Baustoffe der Organe sind in den Reservestoffbehältern ebenso wie in ihren nur vorläufigen Ruhezuständen innerhalb beliebiger Organe in Formen vorhanden, in welchen sie zur unmittelbaren Mitwirkung bei dem Wachsthum noch nicht geeignet sind: zum Theil schon deshalb nicht, weil sie im wässerigen Zellsaft sich nicht auflösen, also auch nicht transportfähig sind, wie die Stärkekörner, manche Aleuronkörner, die Krystalloide und schleimigen Eiweißsubstanzen. Vor Allem kommt es ja darauf an, dass diese Stoffe von Zelle zu Zelle diffundirend aus ihren Ablagerungsorten an die Orte ihres Verbrauches wandern, was eben in diesen Zuständen nicht möglich ist.

Außerdem kommt aber noch ein anderes Moment in Betracht: auch der im Zellsaft immer gelöste, doch nur als Reservestoff vorkommende Rohrzucker und in ganz ähnlicher Art das Inulin sind zum Verbrauch bei dem Wachsthum nicht unmittelbar geeignet; denn, wenn es darauf ankommt, diese Stoffe in den wachsenden Keimsprossen zur Verwendung zu bringen, so werden sie vorher in eine andere chemische Form übergeführt, nämlich in eine Zuckerart, welche Kupferoxydul in alkalischer Lösung reducirt, die wir, von weiteren Unterschieden absehend, allgemein als Glykose bezeichnen wollen.

Da sich nun der Rohrzucker, das Inulin und bis zu einem gewissen Grade auch gelöstes Eiweiß in einem transportablen Zustande befinden, da sie mehr oder weniger diffusionsfähig sind, so kann es sich in diesem Falle nicht bloß darum handeln, sie transportfähig zu machen, vielmehr darf man annehmen, dass ihre chemische Veränderung außerdem den Zweck hat, sie in einen Zustand zu versetzen, in welchem sie unmittelbar zur Verwendung bei dem Wachsthum geeignet sind. Es kommt also bei diesen Veränderungen der Reservestoffe nicht bloß darauf an, dieselben löslich und transportabel zu machen, vielmehr handelt es sich offenbar auch darum, sie in eine bei dem Wachsthum unmittelbar brauchbare Form überzuführen

Man kann diesen Sachverhalt vielleicht kurz so formuliren: die plastischen Stoffe bieten zweierlei Zustände dar: in dem einen Zustand erscheinen sie passiv, unthätig, ruhend, sei es in fester oder gelöster Form; in dem anderen sind sie nicht nur immer gelöst und beweglich, sondern auch so beschaffen, dass sie bei der Ernährung wachsender Zellen ganz unmittelbar sich betheiligen können. In diesem Zustand erscheinen sie aktiv gegenüber ihrem passiven Verhalten in den Reservestoffbehältern.

In den Organismen, sowohl den thierischen wie pflanzlichen, werden nun organische Verbindungen ganz eigenthümlicher Art erzeugt, durch deren Einwirkung die plastischen Stoffe aus dem passiven Ruhezustand in den aktiv beweglichen übergeführt werden; dies sind die *Fermente* [1]). Wahrscheinlich entstehen dieselben aus eiweißartigen Substanzen, jedoch immer nur in äußerst kleinen Quantitäten, so dass ihre Existenz in den meisten Fällen überhaupt nur aus ihrer auffallenden Wirkung erschlossen werden kann; diese letztere besteht aber darin, dass sie im Stande sind, sehr große, vielleicht sogar unbegrenzte Quantitäten von Reservestoffen in den aktiven Zustand zu versetzen. Die Fermente wirken auf die letzteren gewissermaßen wie Reizmittel auf reizbare Organe; in welcher Art diese Wirkung aber stattfindet, ist noch fraglich, doch ist sie von gewöhnlichen chemischen Wirkungen dadurch verschieden, dass das Ferment selbst bei seiner Aktion nicht wesentlich verändert wird und auch nicht in eine chemische Verbindung eintritt. Es muss jedoch hinzugefügt werden, dass ähnliche Veränderungen an Kohlehydraten, Eiweißstoffen und manchen besonderen anderen organischen Verbindungen (zumal den sogenannten Glykosiden) auch durch Säuren, Alkalien und selbst durch Wasser bei höherer Temperatur hervorgerufen werden; es ist daher bei dem gegenwärtigen Zustande unserer Kenntnisse nicht immer gewiss, ob die fraglichen Veränderungen der Reservestoffe und Glykoside in irgend einem gegebenen, nicht genauer untersuchten Falle durch wirkliche Fermente oder etwa durch Pflanzensäuren oder Alkalien bewirkt sind. Überhaupt ist auf diesem Gebiete, welches erst in den letzten Jahren der Pflanzenphysiologie sich erschlossen hat, noch gar vieles problematisch und unsicher, so dass wir genöthigt sind, uns vielfach an die Erfahrungen der Thierphysiologie anzulehnen; doch ist das bis jetzt über die pflanzlichen Fermente thatsächlich Bekannte immerhin geeignet, zu zeigen, dass auch in dieser Beziehung, wie in so vielen anderen, zwischen den Lebensvorgängen der Pflanzen und Thiere, zumal wo es sich um die fundamentalen Erscheinungen handelt, bedeutungsvolle Übereinstimmungen vorhanden sind.

Bezüglich des Resultates ihrer Wirkung kann man zwei Hauptkategorien von Fermenten unterscheiden: in dem einen Fall nämlich bewirkt das Ferment eine nur unbedeutende chemische Veränderung, z. B. wenn Stärke, Rohrzucker, Inulin in Glykose, Eiweiß in Pepton verwandelt wird. In anderen Fällen dagegen besteht die Fermentwirkung in einer sehr tief grei-

fenden chemischen Zersetzung derart, dass aus einer complicirten organ schen Verbindungzwei oder drei einfachere Verbindungen von ganz ander Natur entstehen. Man könnte die erste Kategorie als bloß verändernde d zweite als zerspaltende Fermente bezeichnen. Zu den letzteren gehört z. l das Emulsin der Mandeln, durch welches das Amygdalin derselben in Gly kose, Blausäure, Bittermandelöl gespalten wird, welches aber auch i Stande ist, zahlreiche andere Glykoside in Glykose und andere Produkt zu zerlegen; ebenso das Myrosin, welches das myronsaure Kali in Glykos Senföl und schwefelsaures Kali spaltet. Doch sind gerade diese Ferment ebenso wie die Stoffe, auf welche sie einwirken, von untergeordneter Be deutung, da beide nur in einzelnen Pflanzenfamilien oder Arten vorkomme und weil ihre Bedeutung für den Stoffwechsel zum Zwecke des Wachsthum selbst in diesen Fällen durchaus fraglich ist.

Ganz anders steht es mit der ersten Kategorie von Fermenten, die ich als die bloß verändernden bezeichnet habe: sie bewirken die Reaktivirung der im ganzen Pflanzenreich verbreiteten plastischen Reservestoffe und wenn wir auch keineswegs bis jetzt hinreichend darüber unterrichtet sind, ob diese Veränderung immer durch Fermente oder nicht auch zuweilen auf andere Weise bewirkt wird, so liegt eben doch die große Bedeutung dieser Kategorie von Fermenten darin, dass sie nachweislich in sehr zahlreichen Fällen die Reaktivirung der plastischen Stoffe bewirken.

In dieser hier allein zu betrachtenden Kategorie unterscheidet man zwei Hauptarten von Fermenten: nämlich die diastatischen und die peptonisirenden, von denen die ersteren verschiedene Kohlehydrate in Glykose umwandeln, während durch die letzteren die verschiedenen Eiweißsubstanzen in Peptone umgesetzt werden. Als eine dritte Abtheilung könnte man die später noch zu erwähnenden emulgirenden Fermente, welche auf Fette einwirken, anführen.

Das am längsten und am besten bekannte diastatische Ferment in Pflanzen ist die bei der Keimung der Gerste und anderer Grassamen entstehende **Diastase**, die sich mit Wasser oder Glycerin aus den Keimpflanzen ausziehen lässt und im Stande ist, ganz ungeheure Quantitäten von Stärke in Glykose umzuwandeln, besonders bei höherer Temperatur unterhalb 70° C. Ein in der genannten Art hergestelltes Extrakt in wenigen Tropfen einem beträchtlichen Quantum gekochter Stärkelösung zugesetzt verwandelt dieselbe in einigen Stunden vollständig in Zucker und frische Stärkekörner werden in kurzer Zeit auch bei gewöhnlicher Temperatur (15—25° C.) in der früher beschriebenen Art zuerst corrodirt und endlich ganz aufgelöst. Da nun bei der Keimung aller anderen stärkehaltigen Samen, Knollen, Zwiebeln und sonstigen Reservestoffbehälter ganz dieselben Veränderungen der Stärkekörner stattfinden, die Stärke unter Zuckerbildung verschwindet, so war von vornherein zu vermuthen, dass in allen diesen zahlreichen Fällen Diastase oder doch ähnliche diastatische Fermente die genannte Wirkung

hervorbringen. Und in der That zeigte BARANETZKY, dass in allen Fällen, wo er das diastatische Ferment in stärkehaltigen Samen, Knollen, Stengeln und selbst Blättern aufsuchte, dasselbe auch zu finden war, aber selbst in nicht stärkehaltigen, zuckerreichen Organen, wie in der gelben Rübe (Daucus carota) und weißen Rübe (Brassica Rapa) fand derselbe Beobachter diastatisches Ferment. Dasselbe kann in stärkehaltigen Samen sogar schon vor der beginnenden Keimung enthalten sein, tritt aber gewöhnlich erst mit beginnendem Wachsthum auf.

Als Invertin bezeichnete man anfänglich eine von dem Hefepilz, Bakterien und Schimmelpilzen erzeugte Substanz, welche den Rohrzucker in Dextrose und Laevulose (zwei Kupferoxydul reducirende Glykosearten) spaltet, die dann durch jene Pilze noch weitere Zersetzungen erfahren. Dass aber ein ähnliches Ferment auch in den überwinterten Runkelrüben vorkommt, ist daraus zu schließen, dass der in ihrem Gewebe als Reservestoff angehäufte Rohrzucker im nächsten Frühjahr, wenn die Blüthensprosse sich entfalten, sich in Glykose umwandelt. Aehnliches findet bei der Ausbildung des Fruchtkolbens des türkischen Weizens statt, dessen Stammparenchym vorher große Quantitäten von Rohrzucker enthält; aber auch das Inulin in den Knollen und ausdauernden Wurzelstöcken der Compositen wird, wie ich vor 20 Jahren gezeigt habe, in Glykose verwandelt, wenn die Keimtriebe zu wachsen beginnen, woraus wir schließen dürfen, dass auch hier ein dem Invertin ähnliches diastatisches Ferment mitwirkt.

Die Fermente scheinen immer von den wachsenden Keimtheilen und Knospen selbst erzeugt zu werden und aus diesen in die Reservestoffbehälter einzutreten, um dort die Baustoffe aufzulösen oder aktiv zu machen. Das tritt ganz besonders deutlich bei der Beobachtung endospermhaltiger Samen hervor: nimmt man das Keimpflänzchen (Embryo) aus dem Samen des türkischen Weizens (Mais), der Gerste oder sonst eines Samenkorns heraus und legt das Endosperm allein in feuchte, warme Erde, so wird die Stärke desselben nicht aufgelöst und in Zucker verwandelt. Noch deutlicher als in solchen Fällen tritt die Einwirkung der wachsenden Keimpflanze auf den Reservestoffbehälter bei der Keimung der Dattelkerne hervor. Hier besteht nämlich die stickstofffreie Reservenahrung aus hartem Zellstoff, der in Form von verdickten Zellwänden in dem Endosperm abgelagert ist, welches die ganze Masse des Dattelkerns darstellt. Der anfangs winzig kleine Embryo schiebt, wie Fig. 236 zeigt, gleich anfangs seine Wurzel und Keimknospe ins Freie hinaus und innerhalb des Endosperms bleibt nur der oberste Theil des ersten Keimblattes, der nun nach und nach zu einem immer größer werdenden, napfartigen Saugorgan heranwächst. Dieses aus sehr zartem Parenchym bestehende Organ scheidet Fermente aus, welche das harte Endosperm in seiner nächsten Umgebung auflösen; die Lösungsprodukte werden von dem Organ aufgesogen und dann in die wachsenden Keimtheile hingeführt, bis endlich der ganze harte Dattelkern aufgelöst und sein Raum

von dem herangewachsenen Saugorgan eingenommen ist. Ähnlich
Dattel verhält sich der wenigstens hundertmal größere, aus noch v
terem, zellstoffreichem
sperm bestehende San
Phytelephas, der unte
Namen vegetabilisches
bein bekannt ist. Mit d
kung derartiger Keimp
auf ihr Endosperm lass
ohne Weiteres die Wir
der holzzerstörenden,
tödtenden Pilze verg
deren dünne Myceliumfä
ROBERT HARTIG in seinen
zeichneten Arbeiten geze
in Splint und Kernho
Bäume eindringen, ind
an ihren fortwachsenden
offenbar Fermente aussc
welche die harten Holzzel
auflösen.

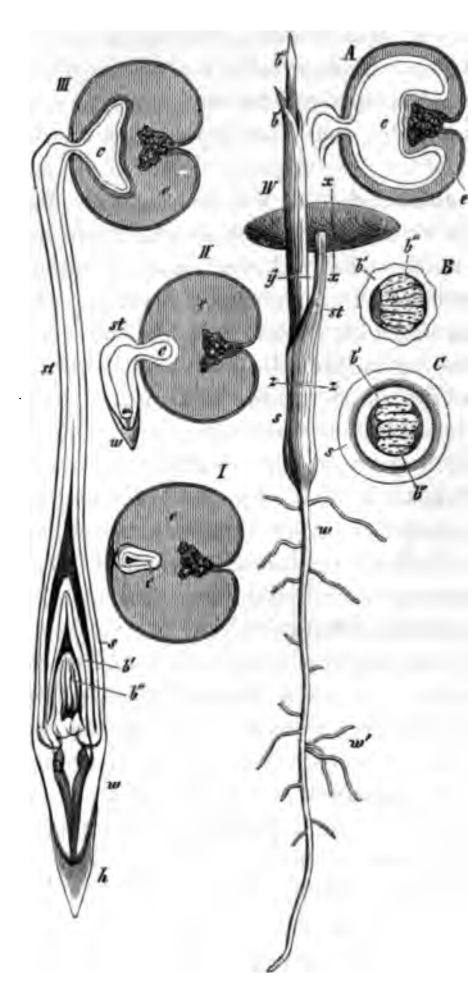


Fig. 236. Keimung von Phoenix dactylifera; *I* Querschnitt des ruhenden Samens; *II, III, IV* Keimungszustände, *IV* in natürlicher Größe, *A* Querschnitt des Samens von *IV* bei *xx*, *B* Querschnitt von *IV* bei *xy*, *C* ebenso bei *zz*. *e* das hornige Endosperm; *s* Scheide des Cotyledonarblattes, *st* dessen Stiel, *c* Gipfeltheil desselben als Saugorgan entwickelt, welches nach und nach das Endosperm aufsaugt und dessen Raum endlich einnimmt; *w* die Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln; *b', b''* die auf das Cotyledonarblatt folgenden Blätter, *b''* wird erstes Laubblatt, bei *B* und *C* dessen gefaltete Lamina im Querschnitt.

Auf das Vorkommen p
nisirender Fermen
Pflanzenreiche wurde m
erst durch die merkw
Erscheinungen an den
nannten insektivoren P
aufmerksam, auf die ic
nächst ausführlicher zu
komme. Schon meine fr
Studien über die Keimu
schiedener Samen konnt
nen Zweifel darüber lass
die Keimpflanzen ihre
artigen Reservestoffe dur
tonisirende Fermente a
und aktiv machen. GORUP-
war jedoch der erste, der
nisirende Fermente in
körnern und zwar in denen der Wicke (Vicia), des Hanfes, des Le
der Gerste nachwies und KRUKENBERG fand ein energisch wirkendes
nisirendes Ferment bald darauf in dem Protoplasma eines Myxom
nämlich in dem gelben Plasmodium der sogenannten Lohblüthe (Ae

septicum). In den letzten Jahren machte besonders ein sehr energisch peptonisirend wirkendes Ferment in dem Milchsaft von Carica Papaya Aufsehen und ein ähnliches wurde in dem Milchsaft des gemeinen Feigenbaums (Ficus Carica) nachgewiesen[2]). Wenn man die eiweißartigen Reservestoffe der Pflanzen näher kennt, ihr Verhalten auch im thierischen Körper verfolgt, so kann es kaum zweifelhaft sein, dass trotz dieser spärlichen Erfahrungen doch die Annahme gerechtfertigt ist, dass peptonisirende Fermente in Pflanzen vielleicht allgemein verbreitet sind und zudem wurden Peptone, also die Resultate ihrer Wirksamkeit, in Lupinenkeimpflanzen von SCHULZE wirklich nachgewiesen. Viel besser und allgemeiner bekannt als bei den Pflanzen sind die peptonisirenden Fermente im Thierkörper, wo sie besonders in der Schleimhaut des Magens vorkommen; äußerst kleine Quantitäten derselben sind im Stande, geronnenes Hühnereiweiß, Blutfibrin oder Muskeln in Gegenwart einer Säure zumal der Salzsäure mit großer Energie zu verflüssigen, aufzulösen und so in einen Zustand zu versetzen, in welchem die Eiweißstoffe noch ihre wesentlichen, chemischen Eigenschaften besitzen, aber im Stande sind, durch geschlossene Gewebezellen hindurchzudiffundiren, um an den geeigneten Orten des Organismus sich wieder in organisirte Eiweißstoffe zurückzubilden und zum Aufbau der Gewebe zu dienen.

Bei der Peptonisirung der Eiweißstoffe handelt es sich ebenso wie bei der Wirkung der diastatischen Fermente um eine verhältnissmäßig geringe chemische Veränderung; eine viel tiefer eingreifende Spaltung der Eiweißkörper findet dagegen statt, wenn dieselben in **Asparagin**[3]) und andere Spaltungsprodukte verwandelt werden; unter letzteren muss sich jedenfalls eine Schwefelverbindung, wie es scheint, Schwefelsäure, befinden; aber auch das Tyrosin, welches bei der künstlichen Spaltung von Eiweißkörpern entsteht, ist von BORODIN in vielen Fällen neben Asparagin beobachtet worden. Es ist noch nicht bekannt, ob und inwiefern hier etwa eine Fermentwirkung vorliegt; jedenfalls aber hat die Asparaginbildung für den Transport der stickstoffhaltigen Substanz eine ähnliche Bedeutung wie die Zuckerbildung aus Stärkekörnern: denn durch die Verwandlung der auch im gelösten Zustand nur langsam und schwierig diffundirenden Eiweißkörper in Asparagin, welches als krystallinischer Stoff leicht diffundirende Lösungen bildet, ist ein Mittel gewonnen, um die stickstoffhaltige Substanz innerhalb des geschlossenen Parenchyms an die Verbrauchsorte hin zu transportiren. Daher bildet sich bei der Keimung der Samen, Knollen, Wurzelstöcke, bei dem Austreiben der Winterknospen von Holzpflanzen Asparagin, welches aus den Reservestoffbehältern in die jungen wachsenden Theile eindringt und dort zur Bildung des Protoplasmas verwendet wird, nachdem unter Mitbenutzung stickstofffreier Substanz, zunächst wohl von Glykose, die Restitution in Eiweiß stattgefunden hat.

annimmt, dass Glycerin und Fettsäuren von Zelle zu Zelle wandern u immer wieder zur Fettbildung sich vereinigen, ein Vorgang, der übrig eine gewisse Ähnlic keit mit der Wanc rung der transitorisch Stärke darböte. Au die Stärke nämlich fi det sich an solchen C ten im Gewebe vor, v sie weder ursprüngli entstanden ist, no verbraucht wird, al im Zustand der Wa derung nach ihren Ver brauchsorten hin: i Blattstielen und älterei Internodien wachsen der Pflanzen findet mar diese kleinkörnige, tran sitorische Stärke gan allgemein. Dass si als solche nicht durd die geschlossenen Zell wände hindurch wan dert, liegt auf der Hand ihre Wanderung ist nu begreiflich, wenn ma annimmt, dass sich die kleinen Stärkekörnchen einer Zelle auflösen, das Lösungsprodukt in die nächste Zelle ein dringt, um dort durch die SCHIMPER'schen Stär kebildner wieder kör nig ausgeschieden zu werden, was sich von Zelle zu Zelle fort schreitend wiederholt.

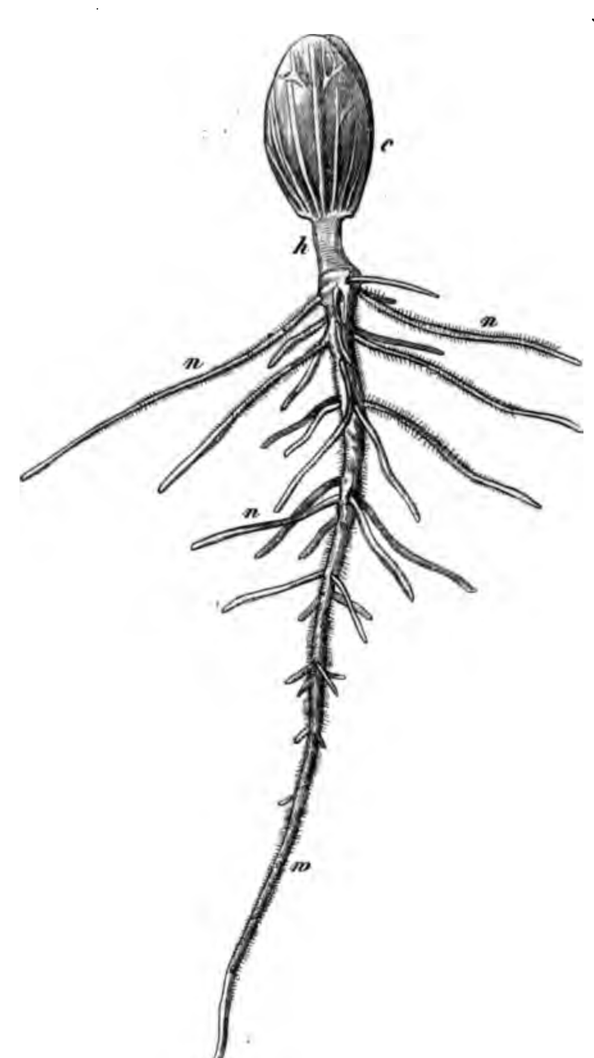


Fig. 237. Keimpflanze vom Kürbis. w Hauptwurzel, n n Nebenwurzeln, h hypocotyles Glied des Keimprocesses, C Cotyledonen. — Um diese Zeit ist in den Cotyledonen neben vielem Fett auch Stärke und Zucker enthalten, ebenso im hypocotylen Glied, weniger in der Wurzel; hypocotyles Glied und Wurzel enthalten auch etwas fettes Öl, welches aus den Cotyledonen kommt.

Gewöhnlich wurden bisher auch die merkwürdigen, durch Gährungs pilze hervorgerufenen Zersetzungen organischer Verbindungen als Ferment wirkungen betrachtet, indem man annahm, dass in diesen Pilzen (Hefe Bakterien, Schimmelpilze u. a.) besondere in die Kategorie der Ferment

gehörende Stoffe erzeugt werden, welche auf die zuckerhaltigen oder eiweißartigen Substrate ähnlich wie die oben genannten zerspaltenden Fermente einwirken. So wird z. B. durch die Hefepilze der Traubenzucker in Alkohol, Kohlensäure, Glycerin und Bernsteinsäure zerlegt, die Eiweißstoffe durch Bakterien in eine lange Reihe chemischer Verbindungen zerspalten. Allein NAEGELI hat in seiner »Theorie der Gährung« (1879) hinreichend durchschlagende Gründe geltend gemacht, durch welche die Gährung und Fäulniss als wesentlich andere von den gewöhnlichen Fermentwirkungen unterschiedene Vorgänge sich darstellen. Vor Allem hebt NAEGELI mit Recht hervor, dass das hypothetische Ferment, welches die Gährungs- und Fäulnisspilze ausscheiden sollen, noch nicht aus den Zellen ausgezogen und dargestellt worden ist. Vielmehr ist die Ursache, welche die Gährung bewirkt, untrennbar mit der Substanz der lebendigen Pilzzellen und zwar mit dem Protoplasma derselben verbunden. »Gährung findet, sagt NAEGELI, nur in unmittelbarer Berührung mit dem Plasma und, soweit die Molekularwirkung desselben reicht, statt. Will der Organismus in Räumen und auf Entfernungen, auf die er keine Macht durch die Molekularkräfte der lebenden Substanz auszuüben vermag, chemische Processe beeinflussen, so scheidet er Fermente aus. Die letzteren sind besonders thätig in Hohlräumen des thierischen Körpers, im Wasser, in welchem Pilze leben, in plasmaarmen Zellen der Pflanzen. Es ist selbst sehr fraglich, ob der Organismus jemals Fermente bildet, welche innerhalb des Plasmas wirksam sein sollen; denn hier bedarf es ihrer nicht, weil ihm in den Molekularkräften der lebenden Substanz viel energischere Mittel für chemische Wirkung zu Gebote stehen.« Ein besonders durchschlagendes Moment der Unterscheidung finde ich mit NAEGELI ferner darin, dass durch die Fermentwirkungen (abgesehen von den zerspaltenden Fermenten wie Emulsin und Myrosin) die plastischen Stoffe aus ihrem passiven in den aktiven Zustand übergeführt werden. Die Gährwirkung hat, wie NAEGELI hervorhebt, gerade den entgegengesetzten Charakter: ihre Produkte sind ausnahmslos schlechter nährende Verbindungen und sie zerstört vorzugsweise die am besten nährenden Stoffe. »Der Gegensatz, sagt NAEGELI, tritt am auffallendsten bei den Kohlehydraten und Proteïnstoffen (Eiweißsubstanzen) hervor. Während die Fermentwirkung aus denselben die Glykoseformen und Peptone erzeugt, zerlegt die Gährung diese Verbindungen in Alkohol, Mannit, Milchsäure, in Leucin, Tyrosin u. s. w. — Zuweilen folgen mehrere Gährungen auf einander; dann nehmen ihre Produkte stufenweise an Nährfähigkeit ab. Wir können allgemein sagen, dass die Hefepilze durch jeden Gährprocess, den sie bewirken, das Medium, in welchem sie sich befinden, für die Ernährung chemisch ungeeigneter machen.« Bei den Fermentwirkungen geht die chemische Umwandlung glatt und vollständig von Statten: Dextrin wird ganz in Traubenzucker, Rohrzucker ganz in Invertzucker, Albuminat ganz in Pepton verwandelt; bei der alkoholischen Gährung dagegen, deren Pro-

dukte bis jetzt allein quantitativ bestimmt sind, wird nur der größte Th des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure zerlegt, wogegen nach Pasti ungefähr 5 % des Zuckers noch nebenher in Glycerin, Bernsteinsäure u Kohlensäure zerfallen. Ebenso ist es sicher, dass bei der Milchsäuregährn nicht aller Zucker in Milchsäure umgesetzt wird. Speciell dürfte Kohle säure ein Nebenprodukt aller Gährungs- und Fäulnissprocesse sein.

»Der angegebene Unterschied zwischen Fermentwirkung und Gährun wäre uns nicht recht verständlich, wenn beide Processe die gleiche Ursac hätten. Dagegen fällt jede Schwierigkeit, wenn die Gährung nicht dur eine Contaktsubstanz (Ferment), sondern durch das lebende Plasma b wirkt wird. Wir begreifen dann, dass (während das Ferment als einfac chemische Verbindung eine andere chemische Verbindung in einfacher u gleichartiger Weise verändert, so dass alle Moleküle die nämliche Zersetzu erfahren) eine organisirte Substanz mit ihren mannigfaltigen Molekular bewegungen und Molekularkräften eine complicirtere Zersetzung hervorbringt.« Im Anschluss hieran hebt Naegeli hervor, dass, wie schon oben bemerkt wurde, die eigentlichen Fermentwirkungen auch durch Säuren, Alkalien und selbst durch Wasser, besonders bei hoher Temperatur, hervorgerufen werden; ganz anders verhalte es sich mit den Gährungen, welche ausschließlich durch lebende Pilze bewirkt werden. Seine Ansicht über die Gährung im Gegensatz zu den Fermentwirkungen fasst Naegeli in folgenden Satz zusammen: »Gährung ist demnach die Übertragung von Bewegungszuständen der Moleküle, Atomgruppen und Atome verschiedener, das lebende Plasma zusammensetzender Verbindungen (welche hiebei chemisch unverändert bleiben) auf das Gährmaterial, wodurch das Gleichgewicht in dessen Molekülen gestört und dieselben zum Zerfall gebracht werden.« Die ältere Theorie der Gährung, welche dieselbe zu den Fermentwirkungen rechnet, muss annehmen, dass die verschiedenen Gährungen durch ebensoviele Fermente in den Gährungspilzen bewirkt werden, wogegen Naegeli's Theorie die Verschiedenheit der Gährungen durch die verschiedene innere Organisation des Protoplasmas der Gährungspilze zu erklären sucht.

Soviel zur allgemeinen Orientirung über die Fermente und ihre Verschiedenheiten von den Gährungserregern.

Wenn ich nun im Anschluss an das über die Fermente Gesagte auf die bisher gänzlich unverstandenen Ruheperioden der Pflanzen zu reden komme, so könnte es auf den ersten Blick scheinen, als ob jeder denkbare Zusammenhang fehle; auch will ich keineswegs behaupten, dass meine hier vorzutragende Ansicht hinreichend begründet ist, wohl aber halte ich dafür, dass sie uns einstweilen einen Weg zu weiterer Erforschung einer der allgemeinsten Erscheinungen des Pflanzenlebens eröffnet.

Selbst unter den allergünstigsten Vegetationsbedingungen treten im Verlauf des Pflanzenlebens Ruheperioden ein; unter Umständen, wo die betreffende Pflanze im Stande wäre, auf das Lebhafteste zu wachsen, weil

sie mit Reservestoffen versehen ist, Wasser und Sauerstoff zur Verfügung stehen, hinreichende Temperatur die inneren Bewegungen hervorrufen könnte, hört dennoch jede äußerlich wahrnehmbare Lebensregung auf und erst nach monatelanger Ruhe beginnt dann das Wachsthum von Neuem und zwar häufig unter Umständen, die weit weniger günstig scheinen, speciell bei auffallend niederer Temperatur. Dieser periodische Wechsel von vegetativer Thätigkeit und Ruheperioden ist im Allgemeinen so geregelt, dass beide für eine gegebene Pflanzenart in bestimmte Jahreszeiten fallen, wodurch der Eindruck hervorgerufen wird, als ob die Periodicität nur von dem Wechsel der Jahreszeiten, also vorwiegend von dem der Temperatur und Feuchtigkeit, abhinge. Ohne die Mitwirkung dieser Faktoren leugnen zu wollen, ergiebt jedoch eine nähere Betrachtung, dass es sich dabei ganz vorwiegend um Veränderungen handeln muss, welche unabhängig von äußeren Einflüssen oder nur mittelbar von diesen bedingt in den ruhenden Pflanzen stattfinden. Um den Leser jedoch zunächst über die fragliche Thatsache zu verständigen, will ich aus der ungeheuren Fülle des Materiales nur einige wohlbekannte Beispiele vorführen.

Der in der Zwiebel der Kaiserkrone enthaltene Laubspross sammt den Blüthen beginnt im zeitigen Frühjahr, bei uns schon Anfangs oder Mitte März, lebhaft zu wachsen, zu einer Zeit, wo die Erde, in welcher die Zwiebel überwintert hat, 6—10° C. warm ist; die Laubsprosse kommen mit Gewalt aus der kalten Erde hervor, um in der nur wenig wärmeren Luft kräftig zu wachsen. Das hätte nun wenig Auffallendes, wenn wir nicht zugleich beachteten, dass in der unterirdischen Zwiebel schon im April und Mai ein neuer Laubspross angelegt wird, der nun aber keineswegs in dem warmen Boden während des Sommers und Herbstes zu lebhaftem Wachsthum gelangt; vielmehr geht diese günstige Vegetationszeit vorüber, bis am Ende des Winters eine unbeträchtliche Erwärmung über den Eispunkt genügt, um ein lebhaftes Wachsthum hervorzurufen und ähnlich ist es ja bekanntlich bei den meisten Zwiebel- und Knollenpflanzen, von denen manche, wie unsere Herbstzeitlose, zwei aktive Perioden haben, indem sich die Blüthen im Spätherbst, die zugehörigen Laubblätter erst im nächsten Frühjahr entwickeln. Die bestbekannten Beispiele sind aber unsere gemeine Kartoffel und Küchenzwiebel; ich habe es vielfältig versucht, die im Herbst geernteten Knollen und Zwiebeln während des Novembers, Decembers und Januars dadurch zum Austreiben ihrer Keimsprosse zu veranlassen, dass ich sie in feuchte, warme, lockere Erde legte; allein bei den Kartoffeln ebenso wie bei unserer Küchenzwiebel blieb jede Spur von Keimung aus; wiederholt man dagegen den Versuch im Februar oder noch besser im März, so beginnen die Keimknospen schon in wenigen Tagen kräftig zu wachsen; ja es bedarf um diese Jahreszeit nicht einmal einer günstigen höheren Temperatur und genügenden Wasserzufuhr: selbst bei viel tieferen Temperaturen beginnen die Keimtriebe sich zu entwickeln,

ıuch dann, wenn die Kartoffeln und Zwiebeln nicht einmal von aı
Wasserzufuhr erhalten; selbst in trockener Luft hängend und durch
verlust geschrumpft lassen sie ihre Keimtriebe auswachsen. Offenl
in den Knollen und Zwiebeln während der Wintermonate, wo es uı
ist, sie aus ihrer Ruhe zur Thätigkeit zu bringen, eine innere Verä
stattgefunden haben, da äußerlich keine solche wahrzunehmen ist
beschriebene Verhalten eben doch nicht anders erklärlich scheint.
leicht noch auffallender ist das Verhalten der Wassernüsse, der Frü
Trapa natans. Legt man dieselben, wenn sie Ende August oder
tember reif geworden sind, in ein Glas voll Wasser, so tritt auch
mer, wo das Wasser beständig 15—20° C. warm ist, weder im Her
im Winter eine Keimung ein; aber im März oder April beginnt
auch wenn das Wasser nur 8—10° C. warm ist. Die augenfällig
spiele von periodischer Ruhe und Thätigkeit bieten aber wohl die
der Holzpflanzen dar, besonders diejenigen, welche mit Schuppeı
dete Winterknospen erzeugen, wie die Rosskastanien, unsere Ob
die Pinus- und Abiesarten. Sobald im Frühjahr aus den vorjährig
terknospen die diesjährigen Laub- und Blüthensprosse sich entfalte
werden die Winterknospen für das nächste Jahr angelegt, die zuk
Sprosse resp. auch Blüthen entwickeln sich langsam in den Knospe
verbleiben aber in einem embryonalen Zustand und durch kein
man im Stande, etwa schon im Herbst oder Anfang Winters diese
nalen Sprosse zur Entfaltung zu veranlassen. Dagegen entwickeln
wenn man im Januar oder besser im Februar mit Knospen besetz
abschneidet und in einem gewöhnlichen, geheizten Wohnzimmer
15—20° C. in Wasser stehen lässt. Die Winterknospen der Bäuı
ten sich also ganz ähnlich wie die der unterirdischen Zwiebeln uı

Es soll nun keineswegs geläugnet werden, dass in man
Fälle, zumal bei den Winterknospen der Bäume, mancher Zwi
cinthen, Crocus) u. a. eine beträchtliche Zeit erforderlich ist, um
nalen Anlagen der Laubsprosse und Blüthen innerhalb ihrer
durch langsames Wachsthum erst soweit vorzubereiten, dass
einer raschen Entfaltung geeignet sind. Jedoch liegt darin ge
entscheidende Moment, wie schon das Verhalten der Wasser
lässt. Die deutlichsten und lehrreichsten Fälle für die Frage,
allein ankommt, finden wir aber bei den Sporen vieler Kry
sonders die Mehrzahl der durch sexuelle Befruchtung entst
vieler Algen und Pilze werden deshalb als Ruhesporen bez
nach ihrer Entstehung im Frühjahr oder Sommer 8—10
im Wasser oder trocken liegen bleiben, ohne zu keimen,
bei geringerer Temperatur im nächsten Frühjahr ihre Kei
ben. Diese Eigenthümlichkeit der Ruhesporen ist um s
viele derartige Pflanzen gleichzeitig oder vorher andere

zeugen, welche unmittelbar nach ihrer Entstehung keimfähig sind. Als Beispiel mögen die ruhebedürftigen Zygosporen und die jederzeit keimfähigen Conidien der Mucorineen angeführt sein.

Es scheint gewiss, dass die inneren Veränderungen, welche in den ruhenden Knollen, Zwiebeln, Knospen, Sporen während der langen Pause stattfinden, wenigstens in vielen Fällen durch eine nicht allzuweit gehende Austrocknung unterstützt werden. Zahlreiche Erfahrungen an Algen und Pilzen zeigen, dass durch Austrocknung, die jedoch nicht zu weit getrieben werden darf, in vielen Fällen die Ruhepause abgekürzt werden kann und manche noch nicht hinreichend constatirte Wahrnehmungen lassen darauf schließen, dass auch bei Winterknospen von Bäumen etwas Ähnliches im Spiele ist. Allein in allen solchen Fällen, wo die Ruhesporen oder phanerogamen Samenkörner wie die der Trapa ihre Ruheperiode am Grunde tiefen Wassers durchmachen, kann von einer Mitwirkung der Austrocknung keine Rede sein. Vielmehr scheint Alles darauf hinzuweisen, dass es sich in allen Fällen um chemische Veränderungen in den ruhenden Pflanzentheilen handelt, Veränderungen, welche nur äußerst langsam fortschreiten, gewöhnlich Monate zu ihrer Vollendung brauchen. Diese chemischen Veränderungen betreffen aber nicht die eigentlichen Reservestoffe als solche oder wenigstens nicht in ihrer gesammten Masse, wie schon daraus hervorgeht, dass man bisher an den Kartoffelknollen, die so tausendfältig untersucht worden sind, doch keine auffallenden Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung im Herbst vor und im zeitigen Frühjahr nach der Ruheperiode aufgefunden hat. Ebenso haben die zahlreichen Beobachter in den Ruhesporen der Algen und Pilze keine Veränderungen wahrgenommen, welche die Reservestoffe unmittelbar betreffen.

Vielmehr treten alle lebhaften chemischen Veränderungen eben erst mit beginnender Keimung ein und wir wissen bereits, dass diese Veränderungen der Reservestoffe zum großen Theil durch Fermente bewirkt werden. Ich komme nun nach diesen Erwägungen zu dem Schluss, dass es sich bei den Ruheperioden um eine sehr langsame Entstehung von Fermenten handeln könnte, welche sich in den wachsthumsfähigen Knospentheilen bilden und erst, wenn sie in hinreichendem Quantum entstanden sind, tritt die Möglichkeit ein, die vorhandenen Reservestoffe in den aktiven Zustand zu versetzen, in welchem sie zur Förderung des Wachsthums unmittelbar geeignet sind. Dass dieser Entstehungsprocess der Fermente seinerseits durch mancherlei äußere Umstände während der Ruheperiode, z. B. in manchen Fällen durch Austrocknung oder durch Winterkälte, begünstigt werden kann, soll ja nicht geläugnet werden. In solchen Fällen dagegen, wo Sporen, Knospen, Knollen, Samenkörner unmittelbar nach ihrer Entstehung keimfähig sind, könnte man annehmen, dass sie schon bei ihrer Entstehung von der Mutterpflanze her das nöthige Quantum von Fermenten oder ähnlich wirkenden Stoffen mitbekommen.

Da gegenwärtig die Aufmerksamkeit auch der Pflanzenphysiologen au die Fermente hingeleitet ist, so wird es hoffentlich nicht an Untersuchunge fehlen, welche die hier ausgesprochene Vermuthung bestätigen oder wider legen. Jedenfalls ist der periodische Wechsel von Ruhe und vegetative Thätigkeit als eine der allgemeinsten Erscheinungen im Pflanzenleben eine größeren Aufmerksamkeit werth, als ihm bisher zu Theil geworden ist[5].

— — — —

Anmerkungen zur XXI. Vorlesung.

1) Ausführlicheres über die Fermente findet man in SCHÜTZENBERGER's Buch: »I Gährungserscheinungen«, Leipzig 1876; auch in PFEFFER's Pflanzenphysiologie § 4 56, 59. Jedoch fehlt es beiden an einer kritischen Sichtung der Erscheinungen. In die ser Beziehung ist unzweifelhaft das Beste in NAEGELI's »Theorie der Gährung«, Münche 1879, zu finden.

2) Über das Ferment im Milchsaft von Ficus Carica vgl. HANSEN, Sitzungsber. der physical. med. Soc. zu Erlangen, 8. Nov. 1880.

3) Die Literatur über das Asparagin findet man in PFEFFER's Pflanzenphysiologie § 59 citirt; — die im Text vorwiegend benutzte Abhandlung von BORODIN findet sich Bot. Zeitung, 1878. Nr. 51, 52.

4) Über die Wanderung der Fette vgl. mein Handbuch der Exp.-Phys. 1865. pag 364.

5) Die Literatur über die Jahresperioden der Vegetation hat PFEFFER in seiner Pflanzenphysiologie pag. 106 ff. zusammengestellt.

XXII. Vorlesung.

Wanderung der plastischen Stoffe durch die Gewebe.

Dass die organbildenden Stoffe innerhalb der wachsenden und assimilirenden Pflanze auf mehr oder minder weite Strecken hin wandern müssen, ergiebt sich als nothwendige Folgerung aus allem bisher Gesagten; das Wachsthum findet an den Wurzelspitzen einerseits, in und unter den Knospen andrerseits statt, dort also werden die plastischen Stoffe verbraucht; bei der Keimung sind die letzteren in den Reservestoffbehältern enthalten und müssen von dort aus an die genannten Orte hinwandern; bei erwachsenen Pflanzen mit assimilirenden Laubblättern verhalten sich diese letzteren ähnlich wie die Reservestoffbehälter: aus ihnen strömen die zum Wachsthum der Knospentheile, wie der weit entfernten Wurzeln nöthigen Baustoffe aus. Dass der Weg, den einzelne Stärke- und Zuckermoleküle und Protoplasmabildner zurücklegen, unter Umständen ein sehr beträchtlich großer sein kann, ergiebt sich sofort, wenn man bedenkt, dass die Baustoffe, aus denen die unterirdischen Wurzeln eines Baumes, z. B. einer 20 Meter hohen Palme, sich bilden, ursprünglich in der Blattkrone also 20 Meter und mehr von den Wurzeln entfernt entstanden sind.

Aber auch experimentell ist es leicht, sich von dieser Thatsache zu überzeugen. Leitet man z. B. die Knospe am Ende einer kräftig entwickelten Kürbispflanze, wie in Fig. 238, durch ein enges Loch in den finsteren Raum eines Holzkastens, so leuchtet ein, dass alle diejenigen Stoffe, welche nun bei dem Wachsthum des in den finsteren Raum eingeführten Theiles verbraucht werden, nothwendig aus den unter dem Einfluss des Lichtes assimilirenden Blättern außerhalb des Kastens erzeugt werden müssen. Unsere Figur repräsentirt einen bestimmt beobachteten Fall: die zu dem Versuch benutzte Kürbispflanze hatte an ihrem Hauptstamm bereits 13 große Blätter, deren gesammte Assimilationsfläche circa 1,5 Quadratmeter betrug, als die Endknospe des Stammes am 25. Juli 1881 in den Kasten *K* bei *d* eingeführt wurde. Alle in den Blattaxeln vorhandenen Knospen und Laubsprosse waren vorher weggeschnitten worden, um sämmtliche Assimilationsprodukte

der 13 Blätter in die nunmehr im Finstern befindliche Knospe einzuleiten. Innerhalb des ungefähr 2 Meter hohen, 1 Meter breiten und tiefen Kastens entwickelte sich nun im Laufe der nächsten 4—5 Wochen ein ungemein

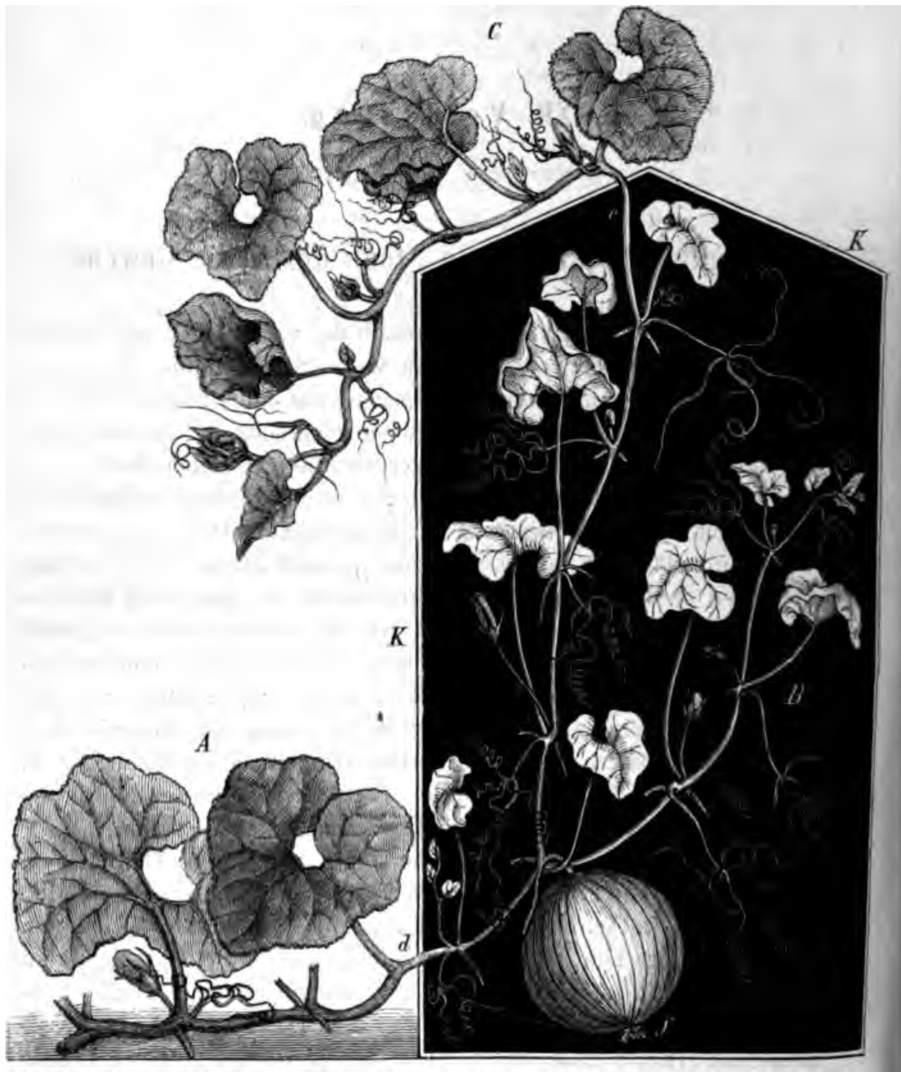


Fig. 238. Kürbispflanze, deren Hauptspross zuerst in den dunklen Raum, später aus diesem oben wieder herausgewachsen ist (vgl. den Text).

kräftiges System von etiolirten Sprossen mit weißen Axen und Blattstielen und gelben Blattflächen. Am 1. September, also nach 5 Wochen, wurde die Endknospe des etiolirten Hauptstammes durch ein Loch bei *e* aus dem Dach des Kastens hinausgeführt und nun entwickelte sich derselbe Spross, der

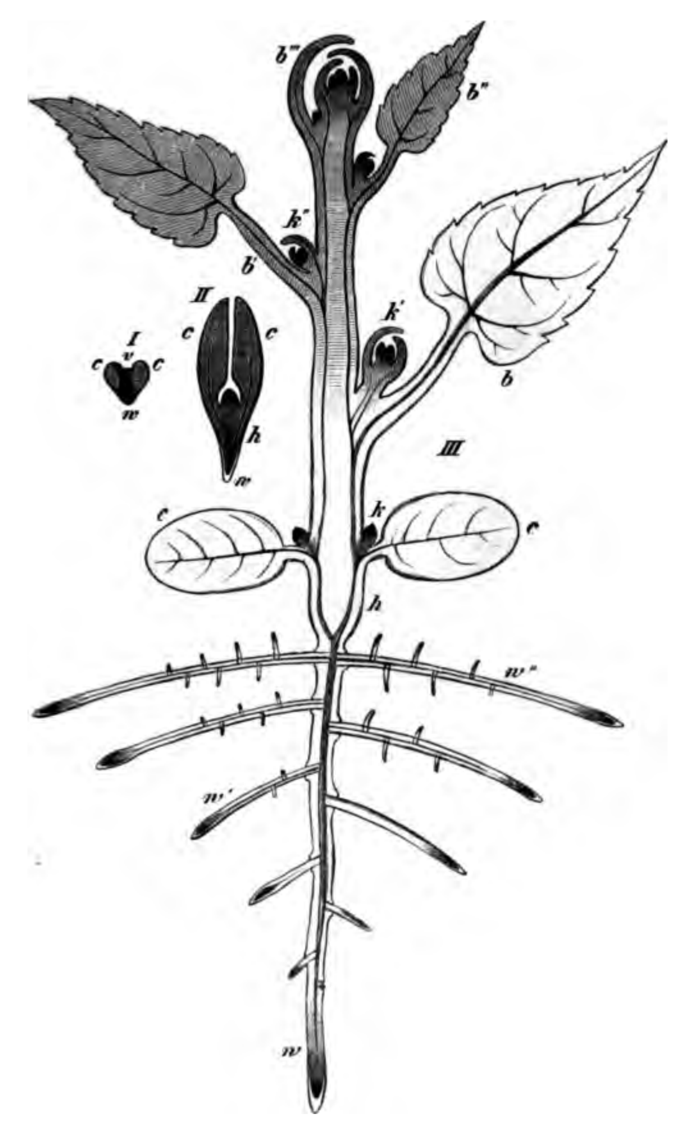
innerhalb des Kastens im Finstern gewachsen und dementsprechend gebildet war, am Lichte weiter, der ganze Theil *C* wurde bis zum 7. Oktober etwa 95 Centimeter lang und besaß 8 schöne, große Blätter; alle Organe, Blüthen, Ranken u. s. w. waren von normaler Struktur. Unterdessen aber hatte sich aus einer kleinen Blüthenknospe, welche am 25. Juli mit in den Kasten eingeführt worden war, durch künstliche Befruchtung der später entwickelten Blüthe eine Kürbisfrucht gebildet, welche am 8. Oktober einen Umfang von 59 Centimeter, ein Gewicht von circa 3 Kilogramm besaß und 195 Samenkörner enthielt, von denen ein Drittel als keimfähig erkannt wurde. Offenbar waren alle die Stoffe, welche zum Aufbau der Organe im Finstern gedient hatten, von den außerhalb des Kastens befindlichen Organen dem etiolirten Spross im Kasten zugeführt worden: das nöthige Wasser mit den Aschenbestandtheilen von den Wurzeln her, die organische Substanz aus den grünen Blättern. Die Frucht allein enthielt ungefähr 250 Gramm organischer Substanz und wenn wir einen sehr geringen Werth von 50 Gramm organischer Substanz für die anderen etiolirten Organe, Sprossaxen, Blätter und Ranken im Kasten annehmen, so haben wir circa 300 Gramm organischer Substanz, welche im Laufe von 74 Tagen aus den grünen Blättern in die im Finstern wachsenden Theile eingeleitet worden ist. Und diese Substanz wurde bis zum 1. September ausschließlich von den 13 außerhalb des Kastens befindlichen Blättern geliefert, welche 1,5 Quadratmeter Assimilationsfläche besaßen. Die später über das Dach des Kastens hinausgewachsenen Sprosstheile konnten ihre Baustoffe selbst erzeugen, nur das Wasser und die Mineralstoffe mussten ihnen auf eine Entfernung von 4—5 Meter aus den Wurzeln zugeführt werden. Hätten wir unseren Versuch mit der Abänderung gemacht, dass nach Einführung der Stammknospe in den Kasten sämmtliche Blätter außerhalb abgeschnitten wurden, oder dass man dieselben ebenfalls verdunkelt hätte, dann würde die Knospe in dem Kasten zwar noch einige Tage lang fortgewachsen sein, dann aber wäre Alles im Finstern zu Grunde gegangen. Die etwaigen Abnormitäten der im Finstern entwickelten Organe kommen hier nicht weiter in Betracht. Hätten wir aber während der Vegetationszeit die etiolirten Organe im Kasten mikrochemisch untersucht, so hätten wir im Parenchym der Sprossaxen und Blattstiele Zucker und Stärkekörnchen, im Siebgewebe der Gefäßbündel eiweißartigen Schleim, in sämmtlichen Zellen Protoplasma, in den gelben Blattflächen etiolirte gelbe Chlorophyllkörner gefunden [1]).

Fragen wir nun nach den Gewebeformen [2]), in denen die Fortleitung der plastischen Stoffe zu den wachsenden Theilen hin aus den Reservestoffbehältern stattfindet, so kann ganz allgemein die Antwort gegeben werden, dass die schleimigen Eiweißstoffe in den Siebtheilen der Gefäßbündel sich bewegen, während Stärke, Zucker und Fette und das stickstoffhaltige zu den Protoplasmabildnern gehörige Asparagin in dem Parenchymgewebe der Sprossaxen, Blattstiele, Wurzeln u. s. w. fortgeführt

werden: auf diesen Wegen lassen sich die genannten Stoffe jederzeit na
weisen, sofern überhaupt die Bedingungen dazu vorhanden sind, d. h. we
man beachtet, woher die betreffenden Stoffe kommen und wo sie verbrau
werden. Von manchen Besonderheiten abgesehen, stellt sich heraus, d
jeder Organtheil, welcher eben lebhaft zu wachsen beginnt, sich zunäc
mit Eiweißstoffen (resp. Asparagin) ferner mit kleinkörniger Stärke u
Zucker erfüllt, die ihm aus den Reservestoffbehältern oder aus den assi
lirenden Blättern zugeführt werden: ist der betreffende Theil einer Wur
Sprossaxe, eines Blattes u. s. w. dann ausgewachsen, so sind diese St
nunmehr verbraucht und verschwunden.

Dabei ist jedoch nicht zu vergessen, dass durch das Wachsthum sel
zwischen diejenigen Theile, welche die Stoffe liefern und diejenigen,
sie verbraucht werden, die bereits ausgewachsenen Organe zu liegen ko
men, so dass mit fortschreitendem Wachsthum der Sprossaxen und Wurz
auch der Weg immer größer wird, den die Bildungsstoffe durch ausg
wachsene Theile hindurch bis zu den wachsenden und stoffverbrauchend
Theilen hin zurücklegen müssen. Die auf Seite 431 stehende Fig. 239 wi
zur Erläuterung dieses Verhaltens dienen können, da sie in schematisch
Vereinfachung die Vertheilung der Wachsthumszustände einer jungen dic
tylen Pflanze darstellt. Alle bereits ausgewachsenen, also nicht mehr wac
senden Organe, sind einfach contourirt ohne Schattirung, die in lebhafte
Wachsthum begriffenen sind mit Strichen schraffirt, die sehr langsam wac
senden Vegetationspunkte aber schwarz dargestellt. Nehmen wir nun a
diese schematische Pflanze hätte bereits ihre Keimung vollendet und sie e
nähre sich nunmehr durch Assimilation: dann würden die ausgewachsen
Cotyledonen *c*, die wir uns chlorophyllhaltig denken, und das ausgewac
sene Blatt *b* als Assimilationsorgane funktioniren. Von ihnen aus würd
die Assimilations- und Stoffwechselprodukte einerseits hinab zu den Wu
zeln w, w', w'', aber ebenso und noch mehr hinauf in die jungen Spros
theile, welche dunkel schraffirt sind, wandern müssen. Man erkennt sofo
dass zwischen den Verbrauchsorten und den Assimilationsorganen Thei
eingeschaltet sind, welche nicht mehr wachsen, also auch keine Stoffe ve
brauchen. Aber dennoch müssen durch diese ausgewachsenen Theile hi
durch die plastischen Stoffe zu den (dunkel gehaltenen) wachsenden Theile
hinwandern. Dies geschieht nun, soweit es die schleimigen Eiweißstoff
betrifft, in den Siebtheilen der Gefäßbündel, welche in der Figur angedeut
sind; Stärke, Zucker und Asparagin dagegen wandern innerhalb der Paren
chymschichten, und wie die mikrochemischen Untersuchungen zeigen, vor
wiegend in denjenigen Schichten, welche die Gefäßbündel unmittelba
umgeben; dies trifft ganz besonders die wandernde Stärke, über dere
Bewegungsform hier noch einige Worte beigefügt werden müssen. Wo ei
junges Organ zu wachsen beginnt, da füllen sich die kleinen Parenchym
zellen desselben mit feinkörniger Stärke, sodann tritt neben dieser Zuck

:; indem der betreffende Theil fortfährt zu wachsen, mehrt sich die Stärke
l der Zucker, sie werden in größerer Quantität zugeführt als verbraucht;



). Schema einer dicotylen Pflanze, *I* als junger, *II* als älterer Embryo im Samen, *III* nach be-
r Keimung im Beginne der selbstständigen Assimilation. — Die schwarzen Partien bedeuten die
lonspunkte, in denen vorwiegend Eiweißstoffe enthalten sind, die grauen sind die in Streckung
sen Theile, wo die Eiweißstoffe weniger vorherrschen, aber Stärke und Zucker eingewandert sind,
deren Wachsthum verbraucht zu werden; die weißgelassenen Partien sind ausgewachsen, *c* und *b*
in Assimilation begriffen.

· kehrt sich das Verhältniss um, der Verbrauch wird größer als die
r, und wenn das betreffende Organ völlig ausgewachsen ist, sind
: und Zucker verschwunden. Dieses Verhalten findet nicht nur dann

statt, wenn die Nahrungszufuhr aus den stärkebildenden Assimilation organen oder aus stärkereichen Reservestoffbehältern geschieht, sonde auch dann, wenn in den Reservestoffbehältern vorher gar keine Stärke en halten war, sondern Rohrzucker wie bei den Runkelrüben, Inulin wie b den Dahliaknollen, oder selbst Fett wie bei den meisten keimenden Sam und endlich sogar Zellstoff wie bei der keimenden Dattel. Mit einem Wo abgesehen von selteneren Fällen, von Pflanzen, bei denen überhaupt Stärkebildung fast ganz unterdrückt ist, wie bei unserer gemeinen Küche zwiebel, werden die Zellhautbildn der verschiedensten Art, bevor si durch das Wachsthum unmittelba verbraucht werden, wenigstens zun Theil in Stärke umgewandelt, di dann erst unmittelbar bei dem Auswachsen der Zellhäute verbraucht wird. Wir haben bis jetzt keine befriedigende Erklärung für diese merkwürdige Thatsache. Obwohl e nun gar keinem Zweifel unterliegt dass die Stärke, welche z. B. be einer keimenden Eiche oder be einer austreibenden Tulpenzwiebe in die jungen, eben wachsende Sprosstheile eintritt, sich anfang mehrt, dann aber jedesmal mit vollendetem Wachsthum des betreffenden Theiles verschwindet, aus de stärkehaltigen Reservestoffbehältern Cotyledonen oder Zwiebelschalen abstammt, so ist doch andrerseits ebenso gewiss, dass diese Stärkekörnche an und für sich unbeweglich sind dass nicht etwa Stärkekörnche selbst in Wanderung begriffen sind einerseits folgt das schon daraus dass diese transitorische, in di wachsenden Theile eingewandert Stärke aus sehr kleinen Körnche besteht, während die in den Reservestoffbehältern grobkörnig und ander geformt ist, und zudem wäre es gan unmöglich, dass feste Stärkekörner durch die völlig geschlossenen Zellhäut des Parenchyms hindurchgehen, wozu es ja auch an den nöthigen Bewegung

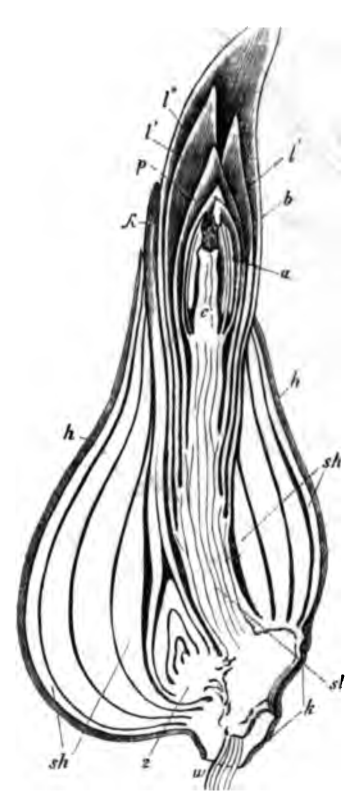


Fig. 240. Längsschnitt einer austreibenden Zwiebel von Tulipa praecox; *h* braune, die Zwiebel überziehende Häute; *k* der Zwiebelkuchen, d. h. der die Zwiebelschalen (Niederblätter) *sh sh* tragende Stammtheil; *sl* der verlängerte, die Laubblätter *l' l'* tragende Stammtheil, der oben in die terminale Blüthe übergeht; *c* der Fruchtknoten, *a* Antheren, *p* Perigon. — *z* Seitenknospe (junge Zwiebel) in der Axel der jüngsten Zwiebelschale; bei *λ* die Spitze des ersten Blattes dieser Seitenknospe, die sich als Ersatzknospe zur nächstjährigen Zwiebel ausbildet. — *w* die Wurzeln, welche an den Fibrovasalsträngen des Zwiebelkuchens entspringen.

kräften fehlen würde. Wenn wir trotzdem von einer Wanderung der Stärke reden, so bedarf es zunächst einer die unmittelbare Beobachtung ergänzenden Annahme, die im Allgemeinen darauf hinausläuft, dass die wandernde Stärke einer beständigen Auflösung und Wiederbildung von Zelle zu Zelle fortschreitend unterliegt, wobei die Thätigkeit der SCHIMPER'schen Stärkebildner in den fraglichen Zellen mitwirkt oder in jüngeren Theilen durch das Protoplasma selbst vermittelt wird. Es soll hier jedoch nicht näher auf dieses Problem eingegangen werden, vielmehr kam es nur darauf an, einen etwaigen Irrthum zu beseitigen, der durch den Ausdruck: »Wandernde Stärke« entstehen könnte und vielleicht ist eine ähnliche Annahme auch für die Wanderung des Fettes im geschlossenen Parenchym zu machen. Innerhalb der bereits ausgewachsenen Theile der Sprossaxen, Blattstiele und Blattnerven wandert nun die Stärke von den Reservestoffbehältern oder Assimilationsorganen zu den wachsenden Theilen hin, vorwiegend oder ausschließlich in derjenigen Parenchymschicht, welche die Gefäßbündel unmittelbar umgiebt oder bei vielen Dicotylen als eine geschlossene Schicht sämmtliche Blattspuren in der Sprossaxe von der Rinde trennt, dieselbe Schicht, die wir früher schon als die Endodermis kennen gelernt haben, die ich aber vor langer Zeit eben wegen dieser Funktion als stärkeführende Schicht in die Physiologie eingeführt habe. Ist eine lebhaftere Bewegung von Stärke vorhanden, so findet dieselbe auch in den äußeren, die Gefäßbündel von innen her umgebenden Markschichten statt, und bei sehr lebhaftem Transport von Stärke z. B. bei der herbstlichen Entleerung der Laubblätter der Bäume kann selbst das Siebgewebe der Gefäßbündel daran Theil nehmen.

In den Vegetationspunkten selbst, d. h. in dem äußerst kleinzelligen Gewebe der Wurzelspitzen und Endpunkte der Sprossaxen, ist es mir niemals gelungen, transitorische Stärke oder Zucker nachzuweisen; beide treten in diesen Zellen erst auf, wenn sie aus dem embryonalen Zustand in den der Streckung, des rascheren Wachsthumes übergehen und sobald Intercellularräume im jungen Parenchym entstehen. Dem entspricht die äußerst geringe Quantität zellhautbildender Substanz, welche in dem embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte verbraucht wird. In diesen selbst ist nämlich das Wachsthum äußerst langsam, die entstehenden Zellwände unmessbar dünn, das embryonale Gewebe selbst mit Eiweißsubstanzen dicht erfüllt, in denen die äußerst geringe Menge zellhautbildender Substanz der direkten Nachweisung gänzlich entgeht.

Soweit wir von den entsprechenden Verhältnissen bei den Bäumen und anderen Holzpflanzen unterrichtet sind, gelten im Princip, wenn auch mit manchen äußerlichen Abänderungen, auch bei ihnen die bisher angedeuteten Bewegungsvorgänge in den bezeichneten Bahnen. Nur kommt hier noch in Betracht, dass sich das parenchymatische Gewebesystem auch in das Holz hinein erstreckt; von der Rinde aus führen die horizontalen Mark-

strahlen direkt ins Innere des compakten Holzkörpers und mit ihne
das zwischen den eigentlichen Holzfasern und Gefäßen vertheilte
parenchym in nachgewiesener Continuität, so dass Markstrahlen un
parenchym gewissermaßen als feine Verzweigungen des Rindenpare
betrachtet werden können, durch welche dieses in den compakte
körper hineinreicht. Dementsprechend füllen sich auch während de
tationsperiode diese parenchymatischen Theile des Holzes mit R
stoffen: vorwiegend und gewöhnlich bei unseren Bäumen mit Stär
manchen auch mit anderen Zellwandbildnern: bei dem nordamerika
Zuckerahorn z. B. mit Rohrzucker. Und dass diese im Holz abgel
Reservestoffe bei dem Austreiben der Knospen im Frühjahr aufgelös
geführt und zum Wachsthum verbraucht werden, geht aus ihrem e
chenden Verschwinden hervor, welches von den dünneren, knospentra
Zweigen ausgehend zu den älteren und dann in den Stamm hine
schreitet, wie aus den älteren Angaben Theodor Hartig's hervorgeht.
ausgezeichnete Forscher fand auch, dass wenn am Stamm im Frühj
Rindenzweig weggenommen, also die Gesammtheit der gewöhnlich
tungsorgane unterbrochen wird, die Bäume dennoch austreiben und
die unterhalb der Ringwunde i
parenchym abgelagerte Stärk
brauchen, woraus also folgt, da
im Holzparenchym selbst fort
werden kann. Dass sich die K
der Bäume geradeso wie die
triebe von Knollen, Zwiebe
Samenkörnern bezüglich der h
sprochenen Erscheinungen
ten, ist durch mikrochemische
suchungen ebenso wie durch e
Experimente leicht zu consta

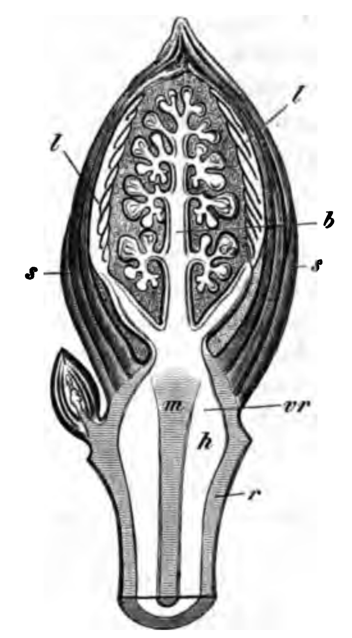


Fig. 241. Winterknospe der Rosskastanie; ein Längsschnitt. *r* Rinde, *h* Holz, *m* Mark der vorjährigen Sprossaxe *v r*; *s* Schuppen, *l* Laubblätter der Knospe, welche den Blüthenstand *b* enthält.

Bisher habe ich nur die
tiven Organe, Wurzeln und Sp
Betracht gezogen. Dass für die
rung der Blüthen und Frücht
dieselben Principien gelten,
oben dargelegten, soweit es s
den Verbrauch und die Wan
der plastischen Stoffe bei dem
thum handelt, dafür habe ich
in meinen eingangs erwähnten
suchungen [3]) eine Reihe von ausführlichen Nachweisungen geliefe
gerade die Configuration der Frucht- und Samentheile gestattet in
Fällen die Beziehungen zwischen plastischen Stoffen und Wachsth

besonderer Klarheit zu erkennen. Doch muss ich es mir versagen, hier auf diese Dinge näher einzugehen. Nur die Bemerkung finde Raum, dass selbstverständlich die den Blüthen und jungen Früchten zugeführten Wachsthumsstoffe bei gleichzeitig grün belaubten Pflanzen aus den assimilirenden Blättern durch die Blüthenstiele herbeigeführt werden. Doch können, wie z. B. das Austreiben der Tulpen und Hyacinthenzwiebeln im Frühjahr lehrt, auch in den Reservestoffbehältern zur Blüthenbildung dienende Substanzen abgelagert werden, und dasselbe gilt von unseren Obstbäumen, Rosskastanien u. a., deren Blüthen im zeitigen Frühjahr vor oder gleichzeitig mit dem Erscheinen der grünen Blätter sich entfalten, indem sie dazu die n Holz und Rinde reservirten plastischen Stoffe benutzen.

Wir treten nun ferner an die Frage heran, durch welche mechanische Einrichtungen die Stoffe bei dem Wachsthum in Bewegung gesetzt werden. Es handelt sich eben um die Fortschaffung von Massentheilchen, deren Trägheit zu überwinden ist und die durch besondere Kräfte in ewegung gesetzt werden müssen. Auch hier aber liegen die Sachen nicht) einfach, dass sie mit wenigen Worten klar gelegt werden könnten. Jedenlls sind zwei wesentlich verschiedene Mechanismen von einander zu unterheiden, insofern unter Umständen Stoß und Druck im Stande sind, norale Stoffbewegungen zu bewirken, während allerdings für gewöhnlich iffusionskräfte im Spiel sind.

Betrachten wir zunächst diejenigen Erscheinungen, bei denen Druck id Stoß als Bewegungsursachen in Betracht kommen, so sind zunächst die ebröhren und Milchgefäße zu erwähnen.

Der in den **Siebröhren** enthaltene Eiweißschleim ist für Diffusionswegungen wenig geeignet, dafür sind aber die Quer- und Längswände r Siebröhren mit feinen Durchbohrungen versehen, und es ist gar kein veifel, dass durch diese, wenn auch äußerst feinen, Öffnungen sehr beächtliche Quantitäten des Schleims hindurchgepresst werden können. urchschneidet man einen frischen Stamm der Kürbispflanze oder mancher ideren recht saftigen Stauden, so quillt der alkalisch reagirende Inhalt der ebbündel in Form von Tropfen hervor, welche langsam an Größe, aber lbst bis Erbsengröße anwachsen und dann, wenigstens bei Cucurbitaceen, rinnen. Nun leuchtet ein, dass diese relativ großen Schleimmassen nicht wa in den zufällig durchschnittenen Gliedern der Siebröhren enthalten in können, dass vielmehr der Inhalt weit von dem Schnitt entfernter iebröhren hier zum Vorschein kommt. Dieses Ausquellen des Siebröhrenhaltes ist aber bei der anatomischen Beschaffenheit derselben nur möglich irch einen verhältnissmäßig starken Druck, der irgendwie auf ihre Wanıngen ausgeübt werden muss. Ein solcher Druck ist aber wirklich vorınden: er wird durch die Turgescenz des saftigen Parenchyms, welches h nach allen Seiten auszudehnen strebt, hervorgebracht. Geradeso, wie ch einer früheren Darlegung (Vorlesung XII) die Epidermis in einem

lebenden Spross durch das saftige Parenchym passiv gedehnt ist, so müss
auch die weichwandigen Siebröhren durch das Parenchym zusamme
gedrückt werden. Solange sie nun freilich in der intakten Pflanze m
Flüssigkeit gefüllt sind, hält diese den Druck des Parenchyms aus, da s
nirgends entweichen kann. Da nun aber in der Nähe der wachsenden Kno
pen die Gewebespannung viel geringer ist und der Druck des Parenchym
auf die jungen, dort liegenden Siebröhren schwächer, so wird auch i
der intakten Pflanze durch den Druck des Parenchyms älterer Sprossthei
der Siebröhreninhalt nach den Knospen hingedrängt werden, was ja de
Wachsthum entsprechend auch nur langsam zu geschehen braucht. Es i
damit nicht ausgeschlossen, dass noch besondere Organisationsverhältnis
dabei mitwirken, worauf die Entleerung der Siebröhren oder besser da
Wässrigwerden ihres Inhaltes in älteren Sprossaxen und vielleicht auch
die Bildung der Callusplatten (bei Bäumen zumal im Herbst) hinweist.
Doch lässt sich in dieser Beziehung gegenwärtig kaum etwas Bestimmtes
aussagen.

Betreffs des Druckes von den umgebenden parenchymatischen Geweben her befinden sich nun die **Milchröhren**[4]), wo sie vorkommen, in derselben Lage wie die Siebröhren. Die einfache Thatsache, dass jede Verwundung einer frischen, turgescirenden Milchpflanze sofort einen dicken Tropfen Milchsaft zum Vorschein bringt, dass bei alten, großen Exemplaren succulenter Euphorbien sogar Ströme von Milchsaft ausgestoßen werden, welche eine Ausbeute von mehreren Cubikcentimetern in wenigen Sekunden liefern, diese Thatsache allein genügt zu beweisen, dass der Milchsaft aus Wunden mit großer Gewalt hinausgestoßen wird; dass es sich dabei nicht etwa um ein bloßes Ausfließen handelt, folgt ohne Weiteres daraus, dass nach Querdurchschneidung eines milchenden Stengels nicht bloß die untere Schnittwunde des Gipfeltheiles, sondern auch die obere des Wurzelstocks Milchsaft ausstößt. Zudem sind die Milchgefäße äußerst enge Capillaren, deren normale Endigungen in den Knospen, Blättern und Wurzelspitzen ja geschlossen sind. Wie sollte nach der Durchschneidung aus solchen am anderen Ende geschlossenen Capillaren der Saft überhaupt ausfließen können? Es wäre kaum der Mühe werth, diese selbstverständlichen Erwägungen hier anzuführen, wenn nicht selbst namhafte Botaniker die von mir schon 1865 (Experimental-Physiologie pag. 386) geltend gemachte Wirkung des Druckes bezweifelt hätten. Die Milchsaftgefäße sowie die Siebröhren verhalten sich in dieser Beziehung ganz ähnlich wie die Blutgefäße im menschlichen Körper: wenn wir uns verwunden, so *fließt* das Blut nicht einfach aus, sondern es wird hinausgestoßen.

Fragt man nun, welche Bedeutung dieser Druck, der auf den Milchgefäßen allseitig lastet, für die Ökonomie der Pflanze etwa haben kann, so ist auch hier zu beachten, dass der Gewebedruck in der Nähe der wachsenden Knospen und sonstigen jungen Organe abnimmt, dass also der in

den älteren, saftigen Theilen stärkere Parenchymdruck den Milchsaft nach den jungen, wachsenden Theilen hintreiben muss, womit auch hier freilich die gesammte Mechanik schwerlich erschöpft sein wird; doch wissen wir einstweilen nicht mehr als das Gesagte. Dass aber eine continuirliche Bewegung des Milchsaftes von den älteren zumal assimilirenden Organen aus zu den jungen wachsenden Theilen hin für die Zufuhr plastischer Stoffe mit in Betracht kommt, folgt aus der von zahlreichen Beobachtern constatirten Thatsache, dass in den Milchsäften regelmäßig mehr oder minder große Quantitäten von Eiweißstoffen, Fetten und Kohlehydraten (bei den Euphorbien besonders Stärkekörner) enthalten sind. Wenn man weiß, wie sparsam die Pflanzen mit diesen ihren Baustoffen umgehen, so wird man schwerlich annehmen wollen, dass diese Stoffe zu etwas Anderem in den Milchgefäßen enthalten seien, als um den wachsenden Organen zugeführt zu werden. Allerdings ist nicht zu vergessen, dass die Milchröhren gleichzeitig beträchtliche Quantitäten von Sekreten enthalten: Kautschuk, Harze, ätherische Öle, Alkaloide u. s. w., also Stoffe, welche bei dem Wachsthum nicht verbraucht, sondern als Nebenprodukte erzeugt werden. Die Anwesenheit dieser Stoffe in den Milchröhren schließt nun aber keineswegs aus, dass die ebenfalls anwesenden Baustoffe nutzlos seien, ebensowenig wie die Anwesenheit von Kohlensäure und mannigfaltigen Zersetzungsprodukten der Gewebe in den Venen des Thierkörpers uns berechtigen kann, die brauchbaren Blutbestandtheile derselben für nutzlos zu erklären. Mit dieser von mir schon 1865 ausgesprochenen Auffassungsweise stimmen eine Reihe experimenteller Untersuchungen von Faivre[5]) an Ficus elastica, Morus alba und Trapogon überein. Doch liegt auch hier der experimentellen und mikroskopischen Untersuchung noch ein reiches Feld offen, dessen Fruchtbarkeit vielleicht dadurch erhöht wird, dass bereits in einer Reihe von Milchsäften sehr wirksame peptonisirende Fermente aufgefunden worden sind, so bei Carica Papaya und Ficus Carica.

Aber nicht bloß in den Siebröhren und Milchgefäßen macht sich der Gewebedruck durch Ausfließen der Säfte an Wunden bemerklich; auch das saftige, strotzende Parenchym selbst zeigt eine ganz ähnliche Erscheinung. Jeder mit einem scharfen Messer gemachte Querschnitt durch einen saftigen Stengel oder Blattstiel zeigt, dass an der Schnittfläche des Parenchyms weit mehr Saft austritt, als in den wenigen zufällig vom Schnitt getroffenen Zellen enthalten sein konnte; die größere Quantität dieses austretenden Saftes wird offenbar aus vom Schnitt entfernten Parenchymzellen ausgepresst. Hier aber liegt die Sache nicht so einfach, wie bei den Milchröhren, denn es handelt sich um den Austritt von Saft aus geschlossenen lebendigen Parenchymzellen, wobei also die ausgepresste Flüssigkeit nicht nur durch die Zellwände, sondern, was mehr sagen will, durch die Protoplasmaschläuche hindurchfiltriren muss, die Druckkraft wird offenbar durch die starke Turgescenz der Parenchymzellen selbst geliefert. So lohnend es

wäre, auf diese merkwürdige Erscheinung und ihre sonstigen Folgen näh einzugehen, muss doch die bloße Erwähnung derselben genügen.

Die allgemeinste Ursache der Stoffbewegungen in den Pflanzen werd wir jedoch in den diosmotischen Vorgängen zu suchen haben. Die aber bestehen in der Anziehung zwischen Wasser und löslichen Substanze welche im vorliegenden Fall dadurch wesentliche Modifikationen erleid dass die betreffenden Vorgänge durch Zellstoffwände hindurch, welche n lebendem Protoplasma ausgekleidet sind, stattfinden müssen, worüber d Nothwendigste schon in der XII. Vorlesung mitgetheilt wurde. Da es d Raum nicht gestattet, speciell auf die Mechanik der hier in Betracht kom menden diosmotischen Vorgänge einzugehen, so begnüge ich mich mi einigen allgemeinen Bemerkungen [6]).

Jeder Diffusionsvorgang, jeder diosmotische Process zwischen einer lebenden Zelle und ihrer Umgebung muss eher oder später bei ungestörtem Verlauf in einen gewissen Gleichgewichtszustand übergehen, welcher den gerade gegebenen diosmotischen Bedingungen entspricht und dann hört jede weitere Diffusionsbewegung in diesem Falle auf. Kann z. B. eine Zelle aus ihrer Umgebung Zucker endosmotisch aufnehmen, so wird die Aufnahme aufhören, sobald gleiche Concentration innerhalb und außerhalb der Zelle eingetreten ist oder auch schon früher; wird aber der in die Zelle eintretende Zucker z. B. zur Stärkebildung benutzt, so wird, solange die Stärkebildung dauert, auch immerfort neuer Zucker in dieselbe Zelle eintreten können und man erkennt sofort, dass hier die chemische Metamorphose der diosmirenden Körper den Eintritt des Diffusionsgleichgewichtes hindert und dazu beiträgt, immer größere Quantitäten in die Zelle einzuführen, wobei sich die letztere ihrer zuckerhaltigen Umgebung gegenüber wie ein Anziehungscentrum verhält. Etwas ganz Ähnliches würde geschehen, wenn in eine Zelle eiweißbildende Stoffe hineindiffundiren, dort aber zur Bildung von Krystalloiden benutzt werden. Ebenso leicht ersichtlich ist, dass, wenn in einer Zelle Stärkekörner sich in Zucker verwandeln und benachbarte Zellen denselben diosmotisch aufnehmen, das Gleichgewicht erst dann hergestellt sein kann, wenn die Zuckerbildung in der stärkehaltigen Zelle aufhört oder mit anderen Worten: eine Zelle, in welcher ein löslicher Stoff entsteht, verhält sich bei der Diffusion wie ein Abstoßungscentrum.

Diese Anschauung lässt sich nun auch auf ganze Gewebecomplexe und Organe übertragen und wir gewinnen damit zugleich die Ursache, warum mit dem Transport der plastischen Stoffe so allgemein chemische Metamorphosen derselben verbunden sind. Hier nur einige Beispiele: in den Blättern der Runkelrübe wird Stärke assimilirt, diese findet man in den Blattstielen in Form von Glykose d. h. Kupferoxydul reducirendem Zucker wieder; diese Substanz dringt nun in die heranwachsende Rübe ein, verwandelt sich im Parenchym derselben jedoch in Rohrzucker; indem jedes Theilchen von Glykose, welches aus den Blattstielen nachweislich in die

Rübe eintritt, in Rohrzucker verwandelt wird, wirkt dies nach den Gesetzen der Diffusion gerade so, als ob es vernichtet worden wäre, und solange die Umbildung von Glykose in Rohrzucker in der Rübe stattfindet, kann immerfort neue Glykose zufließen: auf diese Weise verhält sich trotz des Zuflusses die Rübe immerfort wie ein glykosefreier Körper, sie wirkt auf das Assimilationsprodukt der Blätter wie ein Anziehungscentrum. Dieselbe Rolle spielt bei der Kartoffelpflanze in den heranwachsenden Knollen die Stärkebildung; auch hier wird das Assimilationsprodukt der Blätter durch den Stamm in Form von Glykose den Knollen zugeführt, in diesen aber verschwindet sie als solche, indem sie zur Stärkebildung verbraucht wird; ein Diffusionsgleichgewicht für die Glykose kommt also nicht zu Stande, sie strömt immerfort in die Knollen, weil sie dort immerfort in Stärke verwandelt wird. Ebenso wirkt die chemische Metamorphose bei dem Verbrauch der Reservestoffe in den wachsenden Keimtheilen. Enthalten die Reservestoffbehälter Rohrzucker, Inulin oder Fett, so entsteht mit beginnendem Wachsthum in den Keimtheilen auf Kosten dieser Stoffe Glykose und aus dieser Stärkekörner, die dann schließlich wieder gelöst und zum Wachsthum der Zellhäute verbraucht werden. — Um nur noch auf ein Beispiel hinzuweisen, sei des genetischen Verhältnisses zwischen Eiweißstoffen und Asparagin gedacht. In den Reservestoffbehältern sind gewöhnlich nur Eiweißstoffe vorhanden, mit beginnendem Wachsthum der Keimtheile aber verwandelt sich wenigstens ein Theil derselben in das leicht lösliche und diffusible Asparagin, welches nun, in die jüngsten Knospentheile gelangend, wieder in Eiweißsubstanz umgewandelt wird.

So können wir also mit schematischer Vereinfachung sagen: jeder wachsende Theil der Pflanze wirkt auf die vorhandenen Baustoffe wie ein Anziehungscentrum, jeder Reservestoffbehälter und jedes Assimilationsorgan dagegen verhält sich einem wachsenden Theile gegenüber passiv oder allenfalls wie ein Abstoßungscentrum. Die Anregung zu den Stoffbewegungen aber wird immer durch das Wachsthum der jungen Organe gegeben: die Knospen eines Baumes treiben im Frühjahr nicht etwa deshalb aus, weil, wie die Leute sagen, der Nahrungssaft in sie eindringt, sondern gerade umgekehrt: die Nahrungsstoffe werden in Bewegung gesetzt, weil die Knospen zu wachsen anfangen.

Alle in dieser und den letzten Vorlesungen gemachten Betrachtungen bezogen sich zunächst auf die hochorganisirten sogenannten Gefäßpflanzen; nur mit wenigen Worten will ich darauf hinweisen, dass das Wesentliche davon auch für die einfacher organisirten Moose und Algen bis zu den einfachsten einzelligen Formen hinab seine Geltung behält. Überall begegnen wir auch in diesen niederen Regionen denselben Beziehungen des beim Wachsthum stattfindenden Stoffwechsels zur Assimilation: Anhäufung von Reservestoffen in ausdauernden Theilen z. B. in den bei Laubmoosen nicht selten vorkommenden Knollen, ganz allgemein in den Sporen, welche sich,

s einzelnen Zellen bestehend, doch in der Hauptsache w
erhalten, ja die keimende Spore eines Mooses oder ein
s das allereinfachste Schema für die früher beschrieben

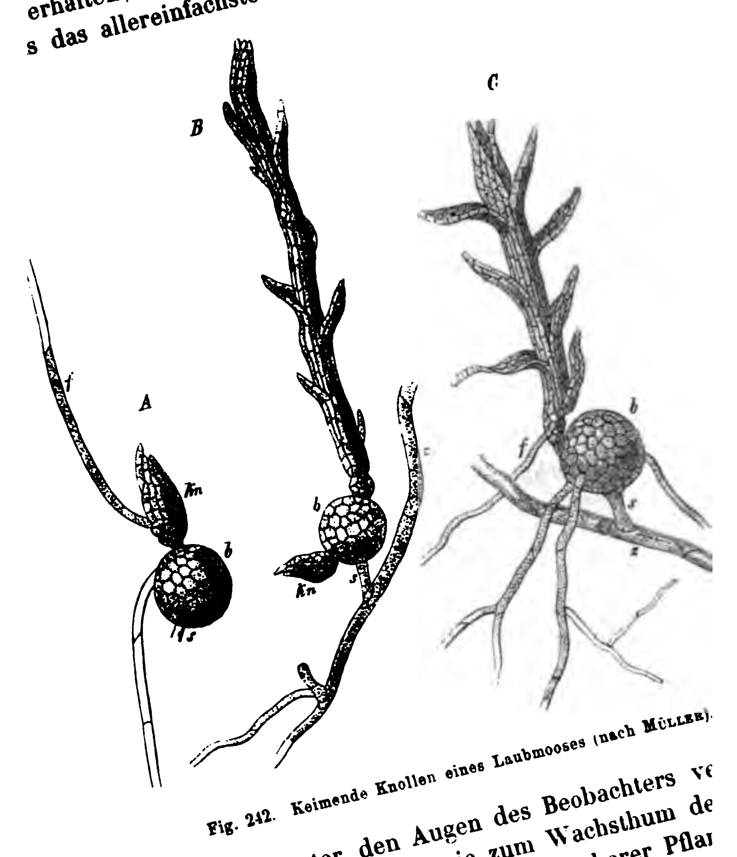


Fig. 242. Keimende Knollen eines Laubmooses (nach MÜLLER).

Keimungsprocesse: unter den Augen des Beobachters ve
Reservestoffe in dem Maße, wie sie zum Wachsthum de
benutzt werden, wie in den Keimsprossen höherer Pflan
Reservestoffe nach den wachsenden Enden der Keimschlä

Vielfach habe ich in den Vorlesungen über phys
graphie auf die merkwürdige Thatsache hingewiesen,
Pflanzen wie die Siphoneen unter den Algen in ihrer ä
und allen biologisch damit zusammenhängenden Din
wöhnlichen cellulären Pflanzen verhalten, dass die bes
Zellbildung der letzteren keinerlei wesentliche U
gegenüber den Gestaltungsprocessen der nichtcel
bestätigt sich nun von Neuem, wenn wir sehen,
lerpa der nicht celluläre Stammschlauch auf eine
assimilirende Blätter, auf der Unterseite dagegen
cirt, und soweit wir über die Assimilation und de

wanderungen und Stoffmetamorphosen, über Beziehungen zwischen diesen und dem Wachsthum unterrichtet sind, finden in diesem nichtcellulären und trotzdem äußerlich und innerlich so scharf differenzirten Schlauch im Wesentlichen ganz dieselben Vorgänge statt, wie wir sie bei den höchst entwickelten Pflanzen mit ihrer mikroskopisch cellulären Struktur kennen gelernt haben. Das Alles vereinfacht sich freilich mehr und mehr, je einfacher überhaupt das Wachsthum und die Lebensweise der Algen sich gestaltet.

Anmerkungen zur XXII. Vorlesung.

1) Über das Verhalten der Pflanzen im Finstern vgl. meine Abhandlungen: Über den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane in den Beilagen zur Bot. Zeitung 1863 und ferner die Wirkung des Lichtes auf die Blüthenbildung unter Vermittlung der Laubblätter, Bot. Zeitung 1865. Nr. 15 ff.

2) Meine ersten gegen die alte Theorie vom absteigenden Saft gerichteten Publikationen sind: »Über die Leitung plastischer Stoffe durch verschiedene Gewebeformen«, Flora 1863 pag. 33 und das Kapitel über Translokation der plastischen Stoffe in meiner Experimental-Physiologie 1865 pag. 374, wo auch die Literatur nachgewiesen ist.

3) Über das Verhalten der Zellhautbildner in Früchten findet man Genaueres in meiner Abhandlung: »Über die Stoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern«, in den Jahrbüchern für wiss. Bot. 1863 pag. 270 ff.

4) Nachdem SCHULTZ-SCHULTZENSTEIN früher dem Milchsaft eine ganz ungebührlich hohe Bedeutung für das Pflanzenleben beigelegt und zugleich die confusesten Irrthümer damit in einer von der Pariser Akademie gekrönten Preisschrift verbunden hatte, — wie es eben bei gekrönten Preisschriften zu gehen pflegt — wurde die Bedeutung des Milchsaftes in einer kritischen Erwiderung HUGO VON MOHLS wieder weit unterschätzt. — Die richtige Würdigung des Milchsaftes und seiner Behälter für die Ernährung der betreffenden Pflanzen habe ich in meiner Experimental-Physiologie 1865 pag. 386 angebahnt.

5) Vgl. FAIVRE, Über Milchsaft, Ann. des sc. nat. 1866, Bd. VI. pag. 33 und 1869 Bd. X. pag. 97. — Comptes rendus 1879 pag. 369 und PFEFFER, Pflanzenphysiologie pag. 325. — HANSEN, Sitzungsber. d. ph. med. Ges. Erlangen 8. Nov. 1880.

6) Wegen der Theorie der Diosmose verweise ich auf die ausführliche Darstellung in PFEFFERS Pflanzenphysiologie Cap. II, und SACHS Experimental-Physiologie 1865 pag. 157 ff.

XXIII. Vorlesung.

Aufnahme organischer Nahrungsstoffe. Parasiter Koprophyten. Insektivoren.

Alles bisher über die Ernährung der Pflanzen Gesagte bei unmittelbar nur auf die reichlich mit Chlorophyll versehenen; typische Chlorophyllpflanzen, an denen alle chemischen und mecha Vorgänge der Ernährung zur Geltung kommen, wurden besonders großen Transpirationsflächen versehenen Landpflanzen in den Vord gestellt. Im Ernährungsleben dieser normalen Pflanzen fanden w Hauptabschnitte: einen ersten, worin die Neubildung der Organe au derjenigen Reservestoffe stattfindet, welche von der Mutterpflanze und in den Reservestoffbehältern angehäuft worden sind; nach d brauch dieser Stoffe oder, wie wir es auch nennen dürfen, nach b Keimung beginnt die zweite Periode der Ernährung, die Assimilatic scher Pflanzensubstanz durch Zersetzung der atmosphärischen Ko in den chlorophyllhaltigen Organen unter dem Einfluss des Licht

Nun giebt es aber zahlreiche Pflanzen, denen das Chlorop haupt gänzlich fehlt, oder deren Chlorophyllgehalt ein so unb ist, dass er für die Ernährung kaum noch in Betracht kommt. Zersetzung der Kohlensäure und die dadurch bewirkte Bildung Pflanzensubstanz ganz ausschließlich durch das Chlorophyll he wird, so folgt ohne Weiteres, dass alle derartigen Pflanzen je Abschnitt des Ernährungslebens, der durch die Assimilation (ist, nicht besitzen. Die chlorophyllfreien Pflanzen befinden : ihrer ganzen Lebensdauer in einem Zustand, der dem Keimun normalen Gewächse entspricht: gleich den Keimpflanzen endo Samen, gleich den Keimtrieben der Knollen, Zwiebeln und gleich den austreibenden Winterknospen der Bäume nehm phyllfreien Pflanzen ihre gesammte Nahrung zum Zweck de sogleich in Form von organischen Verbindungen, schon gebil substanz in sich auf: sie erzeugen nicht organische, kohlens

bindungen, sondern sie nehmen sie auf und verändern dieselben ihren eigenen Wachsthumszwecken entsprechend.

In der Hauptsache ist es ziemlich gleichgültig, ob die chlorophyllfreien Pflanzen ihre organischen Nährstoffe aus lebendigen anderen Pflanzen oder aus lebenden Thieren aufsaugen oder ob sie bereits abgestorbene Pflanzen und Thierkörper oder aufgelöste Bestandtheile derselben zu ihrer Ernährung benutzen; im ersten Fall werden sie als Parasiten, im zweiten als Koprophyten oder Saprophyten bezeichnet. Wie gering die Bedeutung dieses Unterschiedes jedoch ist, wenn man ausschließlich den Ernährungszweck ins Auge fasst, ersieht man ohne Weiteres daraus, dass manche für gewöhnlich parasitisch lebende Pilze z. B. der Agaricus melleus in künstlich zubereiteten Nährstofflösungen wachsen können; auch manche Mucorarten sind im Stande, ihr Mycelium im Gewebe frischer Äpfel zu ernähren, obgleich sie auch in zuckerhaltigen Nährstofflösungen oder in Gelatine gedeihen. Hauptsache bleibt eben, dass die chlorophyllfreien Pflanzen genöthigt und befähigt sind, ihre kohlenstoffhaltige Substanz in Form organischer Verbindungen von außen her aufzunehmen. Damit ist jedoch keineswegs ausgeschlossen, dass im Allgemeinen jede einzelne Species im natürlichen Verlauf der Dinge nur als Parasit oder nur als Koprophyt angetroffen wird und dass dabei häufig noch die eigensinnigste Auswahl der ernährenden Substrate stattfindet: die meisten Parasiten gedeihen nur auf ganz bestimmten Arten anderer Pflanzen oder auf ganz bestimmten Thierkörpern, ja viele derselben, besonders parasitische Pilze, können nur in ganz bestimmte Theile ihrer Nährpflanze eindringen. Auch die Koprophyten treffen im Allgemeinen eine sorgfältige Auswahl ihres Substrates. Allerdings kommt es auch vor, dass gewisse Parasiten auf den verschiedensten Nährpflanzen sich ansiedeln und Koprophyten ganz beliebige Substrate bewohnen. Offenbar machen sich hier biologische Momente geltend, welche nicht unmittelbar und ausschließlich mit dem Ernährungsgeschäft, sondern nebenbei mit anderen physiologischen Eigenschaften der Pflanzen zusammenhängen.

Wenn chlorophyllfreie oder sehr chlorophyllarme Pflanzen nothwendig Parasiten oder Koprophyten sind, so folgt daraus keineswegs, dass nun auch alle Parasiten chlorophyllfrei sein müssen. Vielmehr hatte ich schon in der II. Vorlesung Gelegenheit, auf die sehr chlorophyllreichen und dennoch parasitischen Loranthaceen, besonders auf unsere Mistel hinzuweisen. In solchen Fällen braucht der Parasit eben nur Wasser und darin gelöste mineralische Nährstoffe aus der Nährpflanze aufzunehmen, wobei aber nicht ausgeschlossen ist, das vielleicht gewisse organische Verbindungen der Nährpflanze in sehr kleinen Quantitäten dem Parasiten unentbehrlich sein können. Auch unter den Koprophyten finden sich chlorophyllhaltige: in der Familie der Orchideen, die Neottia Nidus avis, Corallorrhiza u. a.[1]), wo wenigstens die über die Oberfläche des Waldbodens hervortretenden Blüthenstengel Chlorophyll enthalten, freilich in so kleiner Menge und im

Leben der Pflanze so spät auftretend, dass es für den gesammten Ernährungsprocess ebensowenig in Betracht kommt, wie das Chlorophyll, welches sich unter der Schale einer am Licht liegenden Kartoffelknolle entwickelt, für die Ausbildung der letzteren.

Auch auf den Parasitismus von Thesium und Rhinanthus habe ich schon in der III. Vorlesung hingewiesen. Diese mit grünen Blättern versehenen Pflanzen entwickeln ein ziemlich reich verzweigtes Wurzelsystem in der Erde, von welchem einzelne Fäden sich durch kleine Haustorien mit den Wurzeln benachbarter chlorophyllreicher Pflanzen verbinden. Es ist aber noch nicht bekannt, in welchem Grade dieser partielle Parasitismus für das Leben der betreffenden Pflanzen von Bedeutung ist.

Den merkwürdigsten Fall von aushilfsweise eintretender Ernährung durch Aufnahme organischer Substanz bei chlorophyllhaltigen Pflanzen bieten uns endlich die sogenannten Insektivoren oder fleischfressenden Pflanzen, auf welche ich weiter unten ausführlich zurückkomme.

Zunächst fassen wir noch einmal als den typischen Fall für die Aufnahme organischer Substanz die Vorgänge bei den chlorophyllfreien Parasiten und Koprophyten ins Auge. Dabei fällt sofort auf, dass es sich keineswegs im Leben dieser Pflanzen bloß um den Mangel des Chlorophylls und um den Ersatz der Chlorophyllfunktion durch Aufnahme organischer Stoffe handelt; vielmehr bringt es der innere causale Zusammenhang aller Lebenserscheinungen mit sich, dass auch die gesammte innere und äußere Organisation der chlorophyllfreien Pflanzen von der normalen wesentlich abweicht. Ich habe in diesem Sinne schon in der III. und V. Vorlesung auf die organographischen Eigenthümlichkeiten der Parasiten und Humusbewohner hingewiesen und speciell darauf Nachdruck gelegt, dass mit der Abwesenheit des Chlorophylls auch die Gegenwart großer Transpirationsflächen überflüssig, ja schädlich sein würde, dass demnach die chlorophyllfreien Pflanzen auch keine großen Blätter besitzen und dass ihnen aus diesem Grunde auch die eigentliche Holzbildung fehlt. Wo sich chlorophyllfreie Pflanzen zur Bildung kräftiger Vegetations- und Fortpflanzungsorgane aufschwingen, da sind dieselben niemals durch ihre Flächenentwicklung, sondern gerade durch den Mangel an großer Oberfläche bei beträchtlicher Masse ausgezeichnet. Die Ernährung durch Aufnahme organischer Substanz wirkt also auf die gesammte Organisation der betreffenden Pflanzen zurück: keine einzige chlorophyllfreie oder sehr chlorophyllarme Pflanze besitzt den gewöhnlichen Habitus, am allerwenigsten die großen Blätter, überhaupt die Flächenentwicklung und den schlanken Wuchs der normalen Pflanzen. Dies ist in so hohem Grade der Fall, dass jeder auch nicht mit botanischen Dingen Vertraute sofort in den chlorophyllfreien Schmarotzern und Koprophyten Organismen von ganz eigenartiger Struktur erkennt. Kein anderes biologisches Verhältniss bewirkt eine so tief greifende, die gesammte Organisation treffende Veränderung in den Pflanzen, wie der Chlorophyllmangel

und die Aufnahme organischer Substanz; dies geht soweit, dass auch die Fortpflanzungsorgane in hohem Grade degradirt, davon beeinflusst werden, alle chlorophyllfreien Pflanzen, selbst wenn sie von hochorganisirten, phanerogamen Typen abstammen, durch äußerst kleine, oft fast mikroskopische Samen ausgezeichnet sind und dass die Embryonen in diesen Samen oft nur wenigzellige, äußerlich nicht gegliederte Körper darstellen: bei den Rafflesien, Balanophoren, Orobanchen, Monotropa ohne jede Spur von Wurzel- und Sprossanlage, bei den Cuscuteen nur mit schwacher Andeutung einer solchen.

Der Parasitismus wirkt aber nicht nur schädigend und überhaupt verändernd auf die Organisation des Parasiten selbst, sondern auch die von ihm befallenen lebenden Pflanzen werden durch ihn verändert; zunächst leuchtet ein, dass die Entziehung eines gewissen Quantums von Pflanzensubstanz, welche der Parasit für sich in Anspruch nimmt, die Nährpflanze schwächen muss und in manchen Fällen geht dies soweit, dass die letztere an der normalen Beendigung ihres Lebenslaufes durch Entkräftung verhindert wird: so z. B. wenn zahlreiche Exemplare von Orobanche speciosa sich auf den Wurzeln von Vicia Faba einnisten. In anderen Fällen geht aber die Einwirkung auf die Nährpflanze weiter: der Parasit bewirkt Reizerscheinungen an der Nährpflanze, durch welche ein lebhafteres lokales Wachsthum hervorgerufen wird: so z. B. die lebhaftere Holzbildung und Erzeugung knolliger Anschwellungen bei Holzpflanzen, welche von Viscum oder Loranthus Europaeus befallen sind; manche holzbewohnende Pilze bewirken Harzbildung in Coniferen und in Folge dessen Schädigung der letzteren (Robert Hartig). Aber auch die eigentlichen Gestaltungsprocesse der Nährpflanzen können durch Parasiten in abnorme Bahnen geleitet werden: so z. B. wachsen die Holzbündel der Nährwurzeln, auf denen Balanophora schmarotzt, in den knolligen Vegetationskörper derselben hinein und dienen gewissermaßen als Gefäßbündel für den Parasiten: noch auffallender ist die morphologische Veränderung, welche die von dem Pilz Aecidium Elatinum durchwucherten Zweige der Edeltanne erfahren: diese sind unter dem Namen der Hexenbesen bekannt und durch eine den Seitensprossen der Tanne sonst fremde Verzweigungsform ausgezeichnet; auch fallen ihre Blätter (Nadeln) gleich denen sommergrüner Pflanzen ab, um sich jährlich zu erneuern. Solche von dem Pilz befallene Äste der Edeltanne sitzen dem Mutteraste in Form eines kleinen, nicht immergrünen Tannenbäumchens auf, welches 10 und mehr Jahre alt werden kann (De Bary[2]). Auch die in Deutschland so ungemein häufige Euphorbia cyparissias wird durch einen in ihrem Gewebe wohnenden Pilz (Aecidium) in ihrem ganzen Habitus verändert. — Nicht minder merkwürdig ist die chemische Einwirkung mancher Pilze auf ihre ernährenden Substrate, insofern sie nämlich denselben nicht nur das zu ihrer Ernährung nöthige Material entziehen, sondern auch noch, man möchte sagen, ganz unnöthiger Weise Zerstörung organischer

Substanz anrichten, die ihnen selbst sogar schädlich wird: so vegetirt d die Kartoffelkrankheit erzeugende Pilz, die Peronospora infestans im G webe der Kartoffelsprosse zunächst, um sich zu ernähren; wenn aber d Fruchtträger desselben aus den Spaltöffnungen der Kartoffelsprosse herau treten, so beginnt im Gewebe der letzteren eine Zersetzung der organisch Stoffe, welche den Kartoffelspross selbst tödtet und dem Parasiten die we tere Ernährung unmöglich macht. Ebenso wird durch das in einem frisch Apfel sich entwickelnde Mycelium von Mucor Mucedo das Fruchtgeweb nicht bloß zum Zweck der Ernährung des Pilzes ausgesogen, sondern zu gleich in eine weiche schmierige Masse verwandelt, wobei sich Alkohol und ätherische Öle bilden; am auffallendsten sind derartige nicht unmittelba der Ernährung dienende Zersetzungen des umgebenden Substrates bei den Gährungspilzen (Hefe) und bei den Bakterien; während dieselben nur äußerst kleine Quantitäten von Zucker und Eiweiß aus ihrem Substrat zur Ernährung aufnehmen, zerstören sie ungeheuer große Quantitäten dieser Stoffe durch tiefgreifende Zersetzungen, und ähnlich verhalten sich manche baumtödtende Pilze bei Zerstörung des Holzes.

Fassen wir nun noch ferner die Art und Weise ins Auge, wie die hier betrachteten Pflanzen mit ihrem Substrat in Verbindung treten, so finden wir schon bei den Parasiten auffallende Verschiedenheiten: zunächst kann der Parasit in der Hauptsache ganz außerhalb der Nährpflanze existiren und wachsen, indem er nur durch besondere verhältnissmäßig kleine Organe mit dem Gewebe der Nährpflanze in Verbindung steht, durch sogenannte Haustorien, wie das ganz besonders deutlich bei den Cuscuteen, bei Thesium und Rhinanthus zu sehen ist; diese Haustorien sind, wie schon in der organographischen Einleitung gezeigt wurde, metamorphosirte Wurzeln, welche in das Gewebe der Nährpflanze eindringen; je nach Umständen ist diese Metamorphose eine nur unbeträchtliche, wie z. B. bei der chlorophyllreichen Mistel, deren ganzes Wurzelsystem in der Nährpflanze enthalten ist, oder die zu Haustorien umgewandelten Wurzeln verlieren ganz und gar ihren typischen Charakter, wie es bereits von denen der Cuscuta beschrieben wurde, wo sich das Gewebe der Saugwurzel innerhalb der Nährpflanze in einzelne Zellenfäden auflöst. Auch bei den Koprophyten, zumal den chlorophyllfreien und chlorophyllarmen Orchideen, macht sich eine Degradation des Wurzelsystems schon darin geltend, dass die Wurzeln kurz bleiben, auffallend dick sind, sich wenig verzweigen und entweder gar keine oder eine sehr schwache Wurzelhaube bilden.

Ein ungemein einfaches und klares Beispiel für das Eindringen von Haustorien des Parasiten in die Nährpflanze findet man bei dem Schimmelpilz Piptocephalis Freseniana Fig. 243. Sowohl der Parasit, wie der davon befallene Mucor sind nichtcelluläre Pflanzen, beide bestehen aus einfachen Schläuchen, deren verschiedene Auszweigungen die Organe darstellen; unsere Figur zeigt nun, wie die Myceliumschläuche *m* der Piptocephali

sich an dem Mucorschlauch *M* festgesetzt haben und wurzelähnliche Haustorien in das Innere des letzteren treiben, durch welche sie das Protoplasma des Mucorschlauches aufsaugen und dem Parasiten zuführen.

In Form der Haustorien dringt der Parasit nur mit einem kleinen Theil seines Körpers in die Nährpflanze ein. Aber schon in den organographischen Vorlesungen wies ich darauf hin, dass unter Umständen der gesammte Vegetationskörper eines Parasiten innerhalb der Nährpflanze sich entwickeln kann. Bei Pilzen, z. B. den Peronosporeen, Aecidiomyceten u. a., ist dies eine ganz gewöhnliche Erscheinung: nur die fertigen Fortpflanzungsorgane und auch diese nicht immer treten aus dem Gewebe der Nährpflanze hervor. Ähnliche Fälle aber finden sich auch bei Phanerogamen, welche ihrem Blüthenbaue nach zu hochorganisirten Typen gehören. Nach den höchst merkwürdigen Untersuchungen des Grafen zu SOLMS-LAUBACH sind es besonders die Rafflesiaceen, bei denen der gesammte Vegetationskörper im Innern der Rinde und des Holzes ihrer Nährpflanzen sich entwickelt. Der Parasitismus hat bei diesen Pflanzen (Rafflesia, Brugmansia, Pilostyles[3]) in so hohem Grade degradirend gewirkt, dass nicht nur der gesammte Vegetationskörper derselben in dem Gewebe der Nährpflanze eingeschlossen ist und dabei einer jeden Differenzirung in Wurzel und Spross entbehrt, vielmehr nur aus Gewebewucherungen zwischen den Geweben der Nährpflanze besteht, sondern auch die Blüthenknospen bilden sich im Innern der Nährpflanze, um erst ganz zuletzt die Rinde derselben zu sprengen und frei zu Tage zu treten. Bei der vom Grafen SOLMS-LAUBACH besonders genau untersuchten Pilostyles, welche in den Laubsprossen von Astragalusarten (kleinasiatischen Papilionaceen) wohnt, besteht der gesammte Vegetationskörper sogar aus

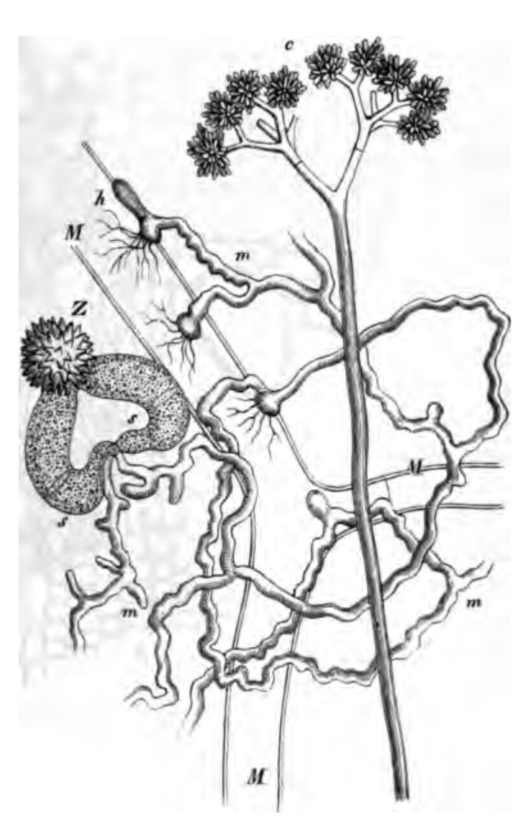


Fig. 243. Piptocephalis Fresenianа nach BREFELD. — *M* ein Stück des Myceliums von Mucor Mucedo, von welchem das Mycelium *m m* der Piptocephalis sich nährt; bei *h* die in den Mucor-Faden eingedrungenen Haustorien. — *c* ein Conidienträger, *s s* die beiden conjugirenden Mycelzweige, welche die Zygospore *Z* bilden.

einzelnen gegliederten Zellfäden, welche dieser Forscher ohne Weiter
Mycelium bezeichnet; er verfolgte dieselben bis in den Vegetations

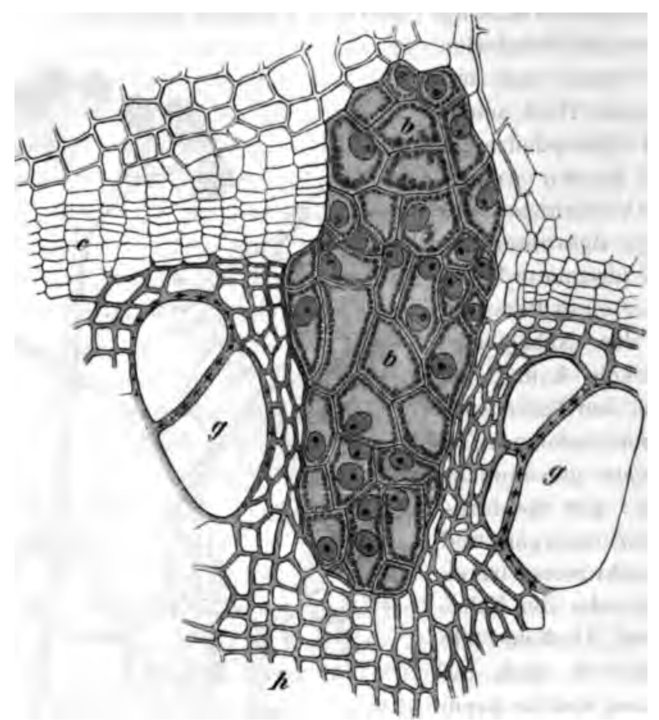


Fig. 244. *h c g* Gewebe einer Cissuswurzel, in welches der Vegetationskörper *b b* einer Brugmans eingedrängt hat. Querschnitt stark vergr. — Nach Graf SOLMS-LAUBACH.

der Nährpflanze und zeigte, wie aus diesem Vegetationskörper im Ge
der Blattbasen der Nährpflanze polsterförmige Anschwellungen entst
aus denen sich die Blüthenknospen der Parasiten entwickeln, die en
rechts und links aus der Blattbasis der Nährpflanze hervortreten.

Es wurde vorhin erwähnt, dass zahlreiche Pilze ihre Vegetation
im Innern ihrer Nährpflanzen (und Nährthiere) vollenden, um schlie
nur ihre Fruchtträger nach außen zu schieben. In dieser auch so
merkwürdigen Pflanzenklasse begegnen wir aber auch dem gerade
gegengesetzten Extrem, dass nämlich die Nährpflanze ganz und g
Innern des Parasiten eingeschlossen ist, dass der parasitische Pilz di
ernährende Alge allseitig umwächst, so dass Pilz und Alge zusamme
wissermaßen eine einzige aus zwei Gewebeformen, aus farblosem
gewebe und aus grünen Algenzellen, bestehende Gewebemasse darst
Dies ist bei den Flechten der Fall.

Werfen wir noch kurz einen Blick auf die Koprophyten, so finde
unter den phanerogamischen derselben vorwiegend den Fall vertreten
die Pflanze nach ihrer Keimung innerhalb des ernährenden Substrates (

ockerem Humus) heranwächst, indem ihr Vegetationskörper die ihn umhüllenden Pflanzenreste auflöst und aussaugt. Erst nach länger fortgesetzter Ernährung und Erstarkung der Pflanze sendet der Koprophyt Blüthensprosse über die Oberfläche empor; so verhält es sich bei Neottia, Epipogon, Corallorrhiza und bei Monotropa, wobei noch zu bemerken ist, dass bei Corallorrhiza der im Humus liegende Vegetationskörper ein wurzelloser, verzweigter Spross ist, dagegen bei Monotropa nach KAMIENSKY ein anfangs sprossloses, verzweigtes Wurzelsystem darstellt, aus welchem, wie die Fruchtträger aus einem Mycelium, später die Blüthensprosse entspringen.

Über die hier fraglichen Ernährungsvorgänge ist aber bei den phanerogamen Parasiten nur äußerst wenig bekannt. Zunächst steht allerdings soviel fest, dass sie nicht im Stande sind, durch Zersetzung von Kohlensäure Stärke zu erzeugen; dazu fehlt nicht nur das Chlorophyll, sondern auch während des größten Theiles der Vegetationsthätigkeit bei der Mehrzahl der Parasiten und Humusbewohner das Licht, da diese Pflanzen, abgesehen von Cuscuta, erst ganz zuletzt ihre Blüthensprosse aus dem Substrat frei hervortreten lassen, zu einer Zeit, wo die Gesammtmasse der organischen Substanz bereits ganz oder zum größten Theil angesammelt ist. Findet man nun wie gewöhnlich in den chlorophyllfreien oder sehr chlorophyllarmen Parasiten und Humusbewohnern beträchtliche Quantitäten von Stärke und anderen Kohlehydraten, so verdanken dieselben ihre Existenz also keinesfalls der Chlorophyllthätigkeit der fraglichen Pflanzen, die Stärke und andere Kohlehydrate sind hier vielmehr Derivate derjenigen chemischen Verbindungen, welche aus den Nährpflanzen resp. bei den Humusbewohnern aus den Überresten abgestorbener Pflanzentheile aufgelöst und aufgenommen werden. Was die Eiweißsubstanzen dieser chlorophyllfreien oder chlorophyllarmen Pflanzen betrifft, so können dieselben je nach Umständen ebenfalls der Nährpflanze entstammen, oder wie man vermuthen darf, erst im Gewebe des Parasiten gebildet werden. Wenn z. B. der gesammte Vegetationskörper bis zur Ausbildung der Blüthe innerhalb der Nährpflanze sich entwickelt, wie bei den Rafflesiaceen, so wird man annehmen dürfen, dass hier nicht bloß die stickstofffreie, sondern auch die stickstoffhaltige Pflanzensubstanz des Parasiten aus der Nährpflanze entnommen wird; und ähnlich dürfte es sich bei der Cuscuta verhalten, da dieser die Nährpflanze äußerlich umschlingende Schmarotzer gar keine Wurzel im Boden besitzt, also seine gesammte Nahrung aus der Nährpflanze zieht. Anders könnte es wenigstens bei den Orobanchen sein. Dieselben sitzen auf der Wurzel ihrer Nährpflanze mit einem Haustorium fest und unzweifelhaft entziehen sie die gesammte kohlenstoffhaltige Substanz, die sie bedürfen, ihrem Wirth, allein sie erzeugen außerdem einige, allerdings kurze Wurzeln, welche in die Erde eindringen und ihre Sprossoberfläche ist sowie die der Balanophoren lange Zeit mit dem umgebenden Boden in Berührung: sie können

also aus diesem Aschenbestandtheile und wohl auch Salpeter
dessen Stickstoff möglicherweise zur Bildung von Eiweißsu
Gewebe des Schmarotzers verwendet wird.

Eine der wichtigsten Fragen bleibt immer die, wie es
gamen Schmarotzer anfangen, um aus ihren Nährpflanzen di
assimilirte Substanz aufzunehmen. Da ist nun zunächst zu b
die Verwachsung von Parasit und Wirth gewöhnlich eine auß
dige ist, so zwar, dass es der sorgfältigsten Untersuchung be
Grenze zwischen dem Gewebe des Parasiten und dem der Näh
zufinden. Die völlig im Gewebe der Nährpflanze eingeschlos
siaceen verhalten sich in der That so, als ob ihr Vegetationskö
andere Gewebeform im Inneren des Wirthes wäre: erst mit
bildung beginnt die scharfe Sonderung zwischen Parasit und
ist das Interessanteste, dass die Nahrungsstoffe, welche der Pa
Gewebe der Nährpflanze aufnimmt, dennoch zur Erzeugun
anders gearteten Organismus dienen, woraus man ersieht, da
der Ernährung keineswegs bloß um die chemische Natur de
stoffe, sondern weit mehr um die angeerbte Natur der Pf
handelt.

Die Mehrzahl der phanerogamen Schmarotzer hängt ab
Nährpflanze nur durch Haustorien von geringer Größe zusamme
Körper liegt außerhalb der Nährpflanze. Durch diese relativ
fläche der Haustorien muss nun die gesammte organische Sub
Nährpflanze in den Schmarotzer übergehen, was sich besond
bei den Orobanchen und Cuscuteen geltend macht. Allein ger
anscheinend schwierigsten Punkte des Parasitismus stimmen
den Pflanzen mit den Keimpflanzen normaler Gewächse auff
auch die mit einem Endosperm versehenen Samenkeime neh
sondere Haustorien, welche in diesem Fall immer Theile vo
ihre gesammte Nahrung aus dem Endosperm auf. Ein unge
spiel für das Gesagte ist bereits pag. 416 betreffs der Dattel
worden. Das Gleiche lässt sich von den Gräsern sagen, d
von den Botanikern gewöhnlich als Scutellum bezeichnet v
auf pag. 47 verweise. Übrigens liefern die meisten Mon
Beispiele für die Aufsaugung des Endosperms durch ei
Keimpflanze [1], das auffallendste wohl die keimende Cocos
kleiner Embryo, wenn er zu wachsen beginnt, am G
Blattes ein Haustorium, ähnlich wie das des Dattelkeims,
Größe und Form einer weißen Rübe entwickelt, um di
Samen enthaltene Nahrungsmasse aufzusaugen. In di
besonders organisirte Haustorien an den Blättern der K
len anderen Fällen, besonders bei den Coniferen und
z. B. Ricinus, sind es die später zu normalen grüner

Cotyledonen, welche mit ihrer Oberfläche die Endospermstoffe aufsaugen und der Keimpflanze zuführen. Jedenfalls erscheint in allen solchen Fällen die Keimpflanze wie ein Schmarotzer, der mittelst besonderer Organe seine Nahrung aus einem mit Reservestoffen erfüllten Pflanzenkörper, dem Endosperm, aufsaugt. Der auffallendste Unterschied gegenüber den Haustorien der Parasiten aber besteht darin, dass die aufsaugenden Organe der Keimpflanzen mit dem Endosperm nur in lockerer Berührung stehen, mit demselben keineswegs verwachsen sind; wogegen, wie schon erwähnt, die Haustorien der Parasiten mit ihren Nährpflanzen in so inniger Vereinigung sich befinden, dass oft schwer zu entscheiden ist, wo zwischen beiden die Grenze liegt: die Parasiten sind also in dieser Beziehung den normalen Keimpflanzen gegenüber sogar im Vortheil; sie verhalten sich zu ihrer Nährpflanze eher wie Knospen einer keimenden Knolle oder Zwiebel. Ganz in derselben Weise also wie die assimilirten Nahrungsstoffe aus dem Endosperm oder dem Gewebe einer Knolle oder eines Rhizoms in die Keimtheile übertreten, können auch die assimilirten Stoffe der Nährpflanze in das Haustorium des Parasiten übergehen; und wie es die Keimpflanze eines Samens, der Keimspross eines Knollens ist, von welchem die Kraft ausgeht, die Reservestoffe in sein Gewebe hinüberzuleiten, ebenso hat der Parasit die Kräfte, dem Gewebe der Nährpflanze die assimilirten Stoffe zu entziehen und in sich anzuhäufen. Wenn dies aber bei den Keimpflanzen durch Ausscheidung von Fermenten geschieht, so werden wir kaum zweifeln dürfen, dass auch in den Haustorien der Parasiten Fermente gebildet und in das Gewebe der Nährpflanze eingeführt werden. Bei Cuscuta hatte ich Gelegenheit, mich davon zu überzeugen, wie in dem Gewebe der von ihr befallenen Linumstengel die dort aufgehäufte Stärke verschwindet, wenn ein Haustorium in die Rinde eindringt[5]).

Nicht so klar, wie bei den Parasiten, liegen die betreffenden Verhältnisse bei den chlorophyllfreien oder chlorophyllarmen phanerogamen Humusbewohnern: Neottia, Corallorrhiza, Epipogon, Monotropa, Lathraea u. a. Obwohl es nicht zweifelhaft sein kann, dass diese Pflanzen ihre ganze organische Substanz oder doch den allergrößten Theil derselben aus den humosen Überresten des sie umgebenden Bodens aufnehmen, so sind doch gerade bei ihnen besondere Haustorien keineswegs bekannt. Schon bei Neottia fällt die verhältnissmäßig geringe Länge und Zahl der Wurzeln auf und bei Corallorrhiza fehlen sie sogar vollständig. Es scheinen in diesen Fällen die Wurzelhaare, welche aus Wurzeln oder unterirdischen Sprossaxen entspringen, als Haustorien zu dienen, welche mit den noch unverwesten Überresten abgefallenen Laubes oder sonstigen humosen Körpern in Verbindung treten, Fermente ausscheiden, jene auflösen und die Auflösungsprodukte aufsaugen. Die im Allgemeinen sehr langsame Massenzunahme und Erstarkung derartiger Pflanzen entspricht dieser unvollkommenen Einrichtung.

Besser als die eigentlichen Parasiten und Humusbewohner **sind** l
der Aufnahme organischer Nahrungsstoffe die sogenannten **insekt**
Pflanzen bekannt: die auffallenden Einrichtungen, welche bei ih
Aufnahme organischer Substanz vermitteln, haben seit Jahren ein
Zahl von Beobachtern in Erstaunen gesetzt und zu lebhafterer Unters
veranlasst. Mir scheint, dass wir bei den insektivoren Pflanzen den
würdigen Fall erleben, dass die Natur complicirte Einrichtungen verai
um schließlich einen höchst unbedeutenden Effekt zu erzielen; den
auch nicht bezweifelt werden darf, dass die kleinen Mengen eiweiß
Substanz, welche die insektivoren Pflanzen aus thierischen Körpern
aufsaugen, ihrem Gedeihen nützlich sind, so fällt andrerseits doch der
satz auf zwischen den complicirten Einrichtungen zu diesem Zweck u
offenbar höchst geringen biologischen Leistung derselben; denn es ist
nicht zweifelhaft, dass gerade die hervorragendsten Insektenfress
Dionaea und Nepenthes auch ohne diesen gelegentlichen Zuschuss an
scher Substanz immerhin gedeihen können. Bei den eigentlichen Pa
handelt es sich betreffs ihrer Nahrungsaufnahme um Sein oder Nichtse
doch liegen die Verhä
bei ihnen so einfach; l
Insektivoren handelt
nur um mehr oder
kräftiges Gedeihen, da
Chlorophyll und echte
zeln begabt, sich sel
nähren können und d
ein Aufwand an me
digen Einrichtungen v
den, um einen klein
schuss an Eiweißstoffe
winnen. Erst wenn ma
dass der winzig klein
bryo eines Dattelkern
einer Cocosnuss ode
Ricinussamens die h
bis tausendfach größer
des Endosperms in si
saugt, tritt es recht d
hervor, wie höchst un
tend die Leistung der

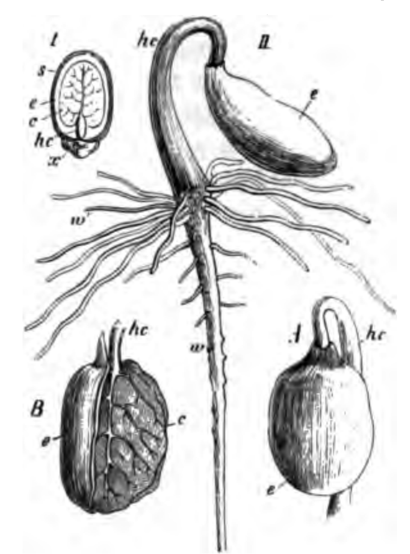


Fig. 245. Ricinus communis; *I* der reife Same längs durchschnitten, *II* die Keimpflanze, deren Cotyledonen noch im Endosperm stecken, was durch *A* und *B* noch näher ersichtlich wird. — *s* Samenschale, *e* Endosperm, *c* Cotyledon, *hc* hypocotyles Stammglied, *w* Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln derselben; *x* ein den Euphorbiaceen eigenthümliches Anhängsel des Samens. Das Endosperm wächst während der Keimung gleichmäßig mit den Keimblättern, die es wie ein Sack umhüllt, bis es von ihnen ganz ausgesogen, abgestreift wird.

tivoren Pflanzen ist, wenn sie winzig kleine Mücken und Fliege
saugen. Auch darin liegt nichts Besonderes, wie manche Beobachter
ten, dass die insektivoren Pflanzen Nahrungsstoffe durch ihre Blätt
saugen, denn ganz dasselbe thun auch die Keimpflanzen aller. Co

Monocotylen und der mit Endosperm versehenen Dicotylen. Das Merkwürdige der insektivoren Pflanzen liegt also gar nicht in diesen Punkten, sondern ausschließlich darin, dass chlorophyllhaltige Blätter, welche ohnehin zur Assimilation befähigt sind, durch ganz besondere Organisationsverhältnisse und Reizbarkeiten im Stande sind, kleine Thiere festzuhalten und ihre eiweißartige Substanz aufzusaugen, wobei jedoch der Nachdruck uch wieder auf die Fangeinrichtungen und nicht darauf fällt, dass es sich m Aufnahme von thierischer Substanz handelt; denn zahlreiche Pilze Saprolegnien, Sphaerien u. a.) nisten sich auf und in lebenden Thieren ein, ödten sie und verwandeln ihre Körpersubstanz in Pilzmasse.

Indem ich betreffs der gesammten Biologie auf die in den Anmerkungen enannten Werke verweise[6]), greife ich von der immerhin beträchtlichen ahl von 15 bis jetzt als nsektivoren sicher constatirten Gattungen nur inige wenige als Beispiele eraus.

Die Fliegenfalle, ionaea muscipula, it eine kleine, die Moorründe von Nord- und üdkarolina bewohnende roseracee. Der Hauptpross ist ein kriechendes hizom, aus welchem nur venige, aber lange, dünne Vurzeln entspringen und n dessen vorderem Ende —6 Blätter eine Rosette ilden, aus deren Mitte päter ein vertikaler lüthenstengel aufsprosst. ie Blätter können eine änge von 6—8 Cm. erreichen und haben die urch Fig. 246 dargestellte orm: *cc* ist der mit zwei rünen Flügeln versehene lattstiel, an welchem die

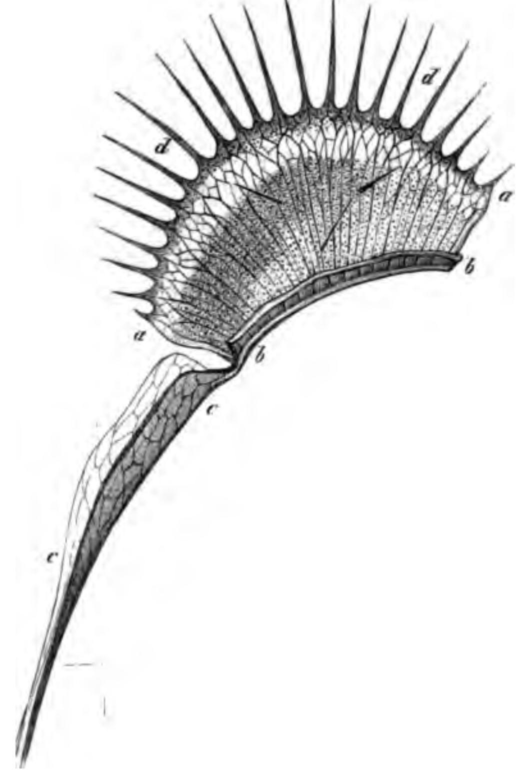


Fig. 246. Blatt von Dionaea muscipula, nach Wegnahme der vorderen Hälfte der Lamina *b b*; die hintere Hälfte zeigt ihre Innen- (Ober-) Seite mit den drei reizbaren Haaren. *c* der geflügelte Blattstiel. Wenig vergr.

us zwei scharf gesonderten Hälften bestehende Lamina *a b d* sitzt; in nserer Figur ist die dem Beschauer zugekehrte Hälfte derselben weggeommen. Im nicht gereizten Zustand stehen die beiden Blatthälften so gegen inander geneigt, dass sie an der Mittelrippe *bb* ungefähr einen rechten

Winkel bilden. Die Lamina ist chlorophyllhaltig, ihre Nervatur ist in d
Figur ersichtlich. Drei lange, feine, leicht zu übersehende Borsten steh
auf der Innenseite einer jeden Blatthälfte; jede etwas unsanfte Berührun
einer dieser Borsten bewirkt bei hinreichender Reizbarkeit der Pflanz
die nur bei hoher Temperatur und kräftigster Vegetation vorhanden ist, e
momentanes Zusammenklappen der beiden Blatthälften, die sich dab
wie die Deckel eines dünnen Buches zusammenlegen; die Bewegun
welche vorwiegend durch das Gewebe der Mittelrippe und benachbar
Partien bewirkt wird, ist im genannten Falle blitzschnell, bei schwächlich
Pflanzen jedoch langsam. Diese Einrichtung ist es, durch welche kleine
Thiere, in unseren Gewächshäusern besonders Kellerasseln, oft von 1 Cm
Länge, wenn sie über das Blatt hinkriechen, gefangen werden; der Schluss
der beiden Blatthälften ist so fest, dass es selbst einem so starken Thier nicht
gelingt, auszubrechen. Hierbei wirkt zumal unmittelbar nach dem Zusammenklappen eine zweite Einrichtung mit: die sehr steifen Auswüchse *dd*
an den beiden Blatträndern; im Augenblick des Zusammenklappens greifen
diese Organe zwischen einander ein, etwa so, wie wenn man die Finger
beider Hände zwischen einander schiebt und bilden auf diese Art einen
festen Verschluss an dem oberen convexen Rand der zusammentreffenden
Blatthälften. Nach hergestelltem Verschluss wirkt die Reizbarkeit noch
weiter, die beiden Blatthälften schmiegen sich nunmehr genau um die
Körperform des gefangenen Thieres, so dass man dessen Umrisse von außen
erkennt. — Hat man die Borsten mit irgend einem festen Körper gereizt
oder auch einen nicht verdaulichen Körper zwischen die Blatthälften eingeschoben, so erfolgt zwar auch in diesem Fall das Schließen; die beiden
Blatthälften gehen jedoch nach einiger Zeit wieder aus einander. Hat man
aber eine dünne Lamelle von hartgesottenem Eiweiß, ein kleines Stück
Muskel oder dergleichen eingeschoben oder ist ein geeignetes Thier von dem
Blatt gefangen worden, so wird der Verschluss mit zunehmender Zeit immer
fester und nun kommt die dritte und merkwürdigste Einrichtung in Thätigkeit: Hunderte von Drüsenhaaren, welche auf sehr kurzen Stielen scheibenförmige Köpfchen tragen, die im ungereizten Zustand gleich der übrigen
Blattoberfläche völlig trocken waren, beginnen nunmehr einen Saft in verhältnissmäßig sehr großer Menge auszuscheiden; zuweilen sah ich denselben in dicken Tropfen an dem vorderen Spalt zwischen den zusammengeklappten Blatthälften hervorquellen. Offenbar erfolgt diese lebhafte
Sekretion durch den Reiz, welchen die thierische Substanz in ihrer Berührung mit den Drüsen ausübt. Das Sekret enthält eine Säure und außerdem
ein peptonisirendes Ferment. Der ganze Vorgang erinnert also auf das
Lebhafteste an die Vorgänge in einem thierischen Magen nach Einführung
einer Nahrungssubstanz. Das Ferment lässt sich wie andere peptonisirende
Fermente durch Glycerin auflösen und wirkt dann innerhalb eines Reagensglases auf Körper der genannten Art ebenfalls peptonisirend. Dieses ver-

dauende Sekret durchdringt nun den Körper des gefangenen Thieres und löst denselben vollständig auf, so dass zuletzt, indem das Blatt das Sekret sammt den Lösungsprodukten vollständig in sich wieder aufsaugt, nur die äußerst feine Chitinhülle des Thieres übrig bleibt. So fand ich es bei sehr kräftigen Blättern, welche 4—6 Tage nach dem Einfangen großer Kellerasseln sich von selbst wieder öffneten und gesund weiter lebten. Das Quantum eiweißartiger Substanz, welches in solchen Fällen die Blätter gewinnen, ist ein verhältnissmäßig sehr beträchtliches und bei meinen früheren Untersuchungen zeigte sich, dass gerade diese Pflanzen, von denen zuweilen eine einzige 2—3 Kellerasseln verdaut hatte, sehr kräftig fortwuchsen, während die Mehrzahl solcher Exemplare, welche an dem Einfangen von Thieren gehindert waren, klein blieben und nicht blühten. Lässt man dagegen Stücke geronnenen Eiweißes, welche kaum die Größe jener Kellerasseln haben, von den Blättern verdauen, so thun sie dies zwar, sind aber nach vollbrachtem Geschäft missfarbig und sterben ab; nur sehr kleine Stückchen von geronnenem Eiweiß werden ohne Schaden verdaut. Jahrelange Kultur dieser Pflanzen hat mich überzeugt, dass sie völlig gesund, wenn auch in kleinen Exemplaren, ohne thierische Nahrung fortwachsen können, dass aber die Verdauung von Thieren sie wesentlich kräftigt. Offenbar handelt es sich hier um einen Zuschuss stickstoffhaltiger Substanz, denn Stärke können die Blätter vermöge ihres Chlorophyllgehaltes ohnehin erzeugen, während die Wurzeln bei ihrer geringen Zahl aus dem Sphagnumpolster, in welchem sie leben, offenbar nur sehr wenig stickstoffhaltige Substanz vorfinden und ähnlich scheint es bei allen insektivoren Pflanzen zu sein: die Verdauung kleiner Thiere erscheint nicht gerade als eine absolute Nothwendigkeit für ihre Existenz, sondern als eine Nachhülfe zu kräftigem Gedeihen.

Unsere einheimischen Drosera-Arten, speciell die D. rotundifolia, welche überall auf Sphagnum, zuweilen auch sonst zu finden sind und sich, wenn man sie mit ihrer Unterlage in einen Blumentopf setzt und mit reinem Regenwasser begießt, am Fenster sehr leicht kultiviren lassen, sind Familienverwandte der Dionaea, zeigen jedoch ganz andere Einrichtungen zum Fang der Thiere. Die Pflänzchen sind klein und bestehen aus einer Rosette von 8—10 Blättern, aus deren Mitte zuletzt ein reichblüthiger Stengel emporschießt, während nur sehr wenig Wurzeln in das Moos oder den Torf eindringen. Die Blätter tragen auf einem 2—5 Cm. langen Stiel eine fast kreisrunde chlorophyllhaltige Lamina, deren Gesammtfläche nur selten 1 Quadratcentimeter erreichen dürfte. Am Rande der Lamina sowie auf der gesammten Oberseite derselben stehen zahlreiche sogenannte Tentakeln, stielartige Auswüchse, deren jeder am Gipfel eine complicirt gebaute Drüse trägt; die Tentakeln des Randes sind die längsten, die in der Mitte der Lamina die kürzesten. — Im nichtgereizten Zustand sind die Tentakeln gerade ausgestreckt und jedes Drüsenköpfchen mit einem schlei-

migen Sekret, welches einen glänzenden Tropfen darstellt, umhüllt; kommt nun eine kleine Mücke oder Fliege oder sonst ein sehr kleines Insekt mit dem Schleim der Tentakeln in Berührung, so bleibt es daran hängen und stirbt endlich nach vergeblichen Anstrengungen, sich frei zu machen, ab. Auch hier kann man die weiter folgenden Erscheinungen durch Auflegen eines sehr kleinen, etwa 1—2 Mgr. wiegenden Stückchens von hartem Eiweiß, Fleisch oder Brod hervorrufen. Auch hier bewirkt der Reiz zweierlei: Bewegungen und einen chemischen Effekt. Die Bewegung besteht darin, dass sich die Tentakelstiele im Laufe einiger Stunden so an ihren basalen Theilen krümmen, dass die Drüsenköpfchen gerade über den Körper des Insektes zu liegen kommen; mag das Insekt am Rande oder in der Mitte der Blattscheibe liegen, immer krümmen sich die Tentakeln so, dass sie sämmtlich mit ihren Köpfen sich auf die Beute legen und dieselbe mit ihrem Sekret völlig einhüllen; nach längerer Zeit, 10—20 Stunden, krümmt sich dann auch die Lamina selbst und die ganze durch den Reiz hervorgerufene Bewegung des Blattes kann man ungefähr nachahmen, wenn man auf den Handteller, während die 5 Finger ausgespreizt sind, einen kleinen Körper legt, worauf man die Finger so krümmt, dass sie sämmtlich mit ihren Spitzen den Körper berühren, während zugleich die Handfläche selbst um den Körper herum sich krümmt. — Die chemische Wirkung besteht bei Drosera darin, dass das schon vorher vorhandene Drüsensekret, welches bereits ein peptonisirendes Ferment enthält, aber bis dahin neutral reagirte, nunmehr in Folge des Reizes sauer wird; es tritt also eine Ergänzung des Verdauungssaftes ein, da derselbe gleich dem Pepsin nur in saurer Flüssigkeit peptonisirend wirkt. Rees und Will [7]) waren es, die zuerst das peptonisirende Ferment aus den Droserablättern durch Glycerin auszogen und seine verdauende Wirkung an Blutfibrin constatirten — eine Thatsache, die um so mehr der Erwähnung verdient, als dies die erste Nachweisung eines peptonisirenden Fermentes bei Pflanzen gewesen ist. — Nach vollendeter Verdauung und Resorption der Lösungsprodukte kehren die Tentakeln des Droserablattes in ihre ursprüngliche Lage wieder zurück, indem sich auch die Lamina flach ausbreitet. Auf den Blättern der Drosera findet man im Freien jederzeit sehr zahlreiche ausgesogene kleine Insekten. doch kann man die Pflanzen im Zimmer unter einem Glassturz leicht bis zur Samenreife kultiviren, ohne dass sie Insekten fangen, was aber nicht ausschließt, dass letzteres für die Ernährung begünstigend einwirkt, und die Untersuchungen von Francis Darwin und Reess machen es wenigstens sehr wahrscheinlich, dass künstlich gefütterte Droserapflanzen kräftiger gedeihen als ungefütterte.

Ungemein einfach ist der Verlauf der Erscheinungen bei unseren einheimischen Pinguicula-Arten aus der Familie der Utricularieen, welche feuchte, schattige Orte bewohnen. Auch hier ist eine aus wenigen, zungenförmigen Blättern gebildete Rosette vorhanden, aus deren Mitte später der

Blüthenstengel sich erhebt. Auch diese Pflanzen lassen sich leicht im Topf kultiviren und beobachten. Die Oberfläche der chlorophyllreichen Blätter erscheint sammetartig rauh, veranlasst durch sehr zahlreiche Hautdrüsen, welche ungefähr die Form eines Hutpilzes, die einen mit langem, die anderen mit kurzem Stiel, besitzen; die Drüsenköpfchen sind von ausgeschiedenem Sekret feucht und halten sehr kleine Insekten oder kleine Brodkrümchen oder Eiweißstückchen, die man auflegt, fest. Nach einer oder einigen Stunden erblickt man den kleinen Körper eingehüllt in einen Tropfen Flüssigkeit von beträchtlicher Größe und saurer Reaktion; zugleich beginnt der Blattrand sich nach oben zu krümmen und nach Verlauf mehrerer Stunden ist der verdaubare Körper von dem über ihn hingewölbten Blattrand völlig bedeckt; nach einigen Tagen, wenn die Aufsaugung der Verdauungsprodukte beendigt ist, wird das Blatt wieder vollständig flach.



Fig. 247. Blattranke *a* von Nepenthes laevis mit der der Länge nach halbirten Urne; man sieht die Innenseite der hinteren Hälfte der Urnenwand. — *b* die basale Region mit den Digestionsdrüsen, *c* der obere glatte Theil, *d* der Rand der Urne, *e* Deckel. — Natürl. Größe.

Schließlich mag noch eine der complicirtesten und merkwürdigsten Einrichtungen zum Zweck der Insektenverdauung kurz beschrieben werden. Die sogenannten Kannenpflanzen der Gattung Nepenthes, welche auf Madagascar, Ceylon und sonst im südöstlichen Asien sich verbreiten, sind dünnstengelige, aber mit großen, einfachen, sehr chlorophyllreichen Blättern versehene Kletterpflanzen. Aus der Spitze eines Blattes wächst langsam eine fadenförmige Ranke hervor, welche gleich anderen Ranken im Stande ist, die Zweige benachbarter Pflanzen zu umwinden und so als Kletterorgan zu dienen. Am Ende dieser Ranken bemerkt man schon frühzeitig ein besonderes Anhängsel, welches sich später zu der so überaus merkwürdigen Kanne ausbildet, deren gewöhnliche Form aus unserer Fig. 247 ersichtlich ist. Bei der Mehrzahl der Arten ist die Kanne nur 4—10 Cm. hoch und 1—3 Cm. weit, es giebt jedoch Arten mit 30 Cm. hoher Kanne von entsprechender Weite. Die Kanne ist mit einem Deckel versehen, der jedoch im entwickelten Zustand niemals die Öffnung verschließt. Die ganze Organisation dieses wunder-

baren Organes ist darauf berechnet, kleine Thiere, besonders Ameisen u. dergl., in der Art anzulocken, dass sie durch 2 außen an der Kanne hinlaufende Flügel zu dem Rande *dd* hingeleitet werden, wohin eine Honigausscheidung sie einladet. Unmittelbar unter diesem Rand auf der Innenseite jedoch ist die Kanne spiegelblank, so dass selbst ein Insektenfuß keinen Halt findet; die Thiere fallen in den Grund der Kanne hinab, dort aber werden sie von einem reichlich ausgeschiedenen Sekret aufgenommen. Dieses Sekret, welches man aus größeren Kannen leicht in einem Quantum von einigen bis vielen Cubikcentimetern ausgießen kann, wird von einigen tausend kleiner Hautdrüsen (bei *b* in unserer Figur) ausgeschieden. Es reagirt im ungereizten Zustand neutral, enthält aber schon jetzt ein peptonisirendes Ferment, wie Gorup-Besanez und Vines nachgewiesen haben; denn unter Zusatz einer Säure ist das Sekret im Stande Fibrin zu verdauen[8]. Ähnlich wie bei Drosera wird erst nach dem Hineinfallen eines Insektes in das reichlich vorhandene Sekret die zur Verdauung nöthige Säure ausgeschieden. Die großen Schwierigkeiten, womit die Kultur der Nepenthen in unseren Warmhäusern verbunden ist, dürften vorwiegend davon herrühren, dass ihnen dieser Zuschuss von eiweißartiger Substanz bei der Ernährung meist fehlt.

Anmerkungen zur XXIII. Vorlesung.

1) Drude, Die Biologie der Monotropa Hypopitys und Neottia. Göttingen 1873, pag. 32. 33.

2) de Bary, Die Erscheinung der Symbiose, pag. 27. Straßburg 1879.

3) Graf zu Solms-Laubach, Bot. Zeitung 1874 Nr. 4 und 5 und 1876 pag. 449.

4) Vgl. darüber meine Abhandlung: »Über die Keimung des Samens von Allium Cepa«, Bot. Zeitung 1863 pag. 57.

5) Genau denselben Gedankengang wie im Text habe ich bereits in meinem Handbuch der Exp.-Phys. 1865 § 55 pag. 192 geltend gemacht. Es scheint jedoch, dass diese auf sorgfältigen Untersuchungen beruhenden Angaben von neueren Schriftstellern, welche sich mit der Aufnahme organischer Substanz durch Pflanzen befasst haben, wie Pfeffer, Darwin, Drude u. a., völlig übersehen worden sind.

6) Charles Darwin, Insektivorous Plants, London 1875. — Oskar Drude, Die insektenfressenden Pflanzen in Schenk's Handbuch der Botanik, pag. 113, 1881, wo auch die weitere Literatur angeführt ist. — Die ersten experimentellen Untersuchungen über die Verdauung von thierischer Substanz wurden nach Drude von dem Amerikaner Canby 1866 bei Dionaea und von Mrs. Treat 1871 mit Drosera ausgeführt. Die erste umfassendere Darstellung gab Hooker in einer Rede bei der British association zu Belfast 1874. Das genannte sehr ausführliche Werk Darwins erschien 1875.

7) Rees und Will, Einige Bemerkungen über fleischfressende Pflanzen, Bot. Zeitg. 1875, pag. 713.

8) S. H. Vines, On the Digestive Ferment of Nepenthes. Linnean Society, vol. XV. pag. 427. — E. v. Gorup und H. Will: Fortgesetzte Beobachtungen über peptonbildende Fermente im Pflanzenreiche (3. Mitth.) in den Berichten der deutsch. chem. Gesellschaft. Berlin 1876. — Das Sekret zweier Kannen von Nepenthes Sedeni, circa 12 Cc. betragend, versetzte ich mit 3 Tropfen Salzsäure und später einem gleichen Volumen Wasser. Diese Flüssigkeit verdaute nach und nach gequollenes Blutfibrin in überraschend großer Menge, die ich auf etwa 8 Cc. schätze.

XXIV. Vorlesung.

Fortsetzung zur vorigen Vorlesung. Ernährung der Pilze; Flechten.

Die bisher betrachteten chlorophyllfreien Parasiten und Koprophyten gehören sämmtlich den hochorganisirten Abtheilungen des Pflanzenreiches an; trotz ihrer nicht unbedeutenden Artenzahl sind sie doch gegenüber der ungeheuren Masse der normalen grünen Pflanzen als Seltenheiten zu betrachten, die dem Nichtbotaniker nur ausnahmsweise einmal vor Augen kommen und im Haushalt der Natur selbst eine höchst untergeordnete Rolle spielen; sie gehören zudem den verschiedensten Familien der Blüthenpflanzen an und bei jeder kleinen Gruppe dieser nicht grünen Pflanzen hat man es mit besonderen biologischen Abweichungen von nahe verwandten anderen, aber typischen Formen zu thun. .

Ganz anders gestalten sich die Verhältnisse bei den Pilzen: hier haben wir eine enorm artenreiche Pflanzenklasse vor uns, deren sämmtliche Mitglieder des Chlorophylls entbehren, mit ihrer Ernährung also auf Parasitismus oder doch wenigstens auf Ausnutzung organischer Überreste angewiesen sind. Die Pilze [1]) bilden in ihrer scharf ausgesprochenen Eigenartigkeit sozusagen ein organisches Reich für sich, in dem Grade sogar, dass bis auf LINNÉ, ja selbst bis in unser Jahrhundert herein Zweifel an ihrer pflanzlichen Natur gehegt wurden.

Die Mannigfaltigkeit der Pilzformen ist eine geradezu überraschende: von den einfachsten, erst bei stärksten Vergrößerungen deutlich sichtbaren Bakterien und Verwandten finden sich fein abgestufte Übergänge zu den hochorganisirten Formen mit massivem, oft mehr als kilogrammschweren Körper und hochgradiger Gewebedifferenzirung, welch letztere uns zumal die Gastromyceten in äußerst merkwürdigen Formen darbieten. Trotzdem sind es aber abgesehen von einigen der allereinfachsten Gattungen immer die schon früher beschriebenen Hyphen, dünne, gewöhnlich durch Querwände gegliederte, farblose Fäden, welche den Pilzkörper darstellen, entweder einzeln für sich lebend wie bei den Schimmelpilzen, oder in großer

Anzahl vereinigt einen massiven Körper darstellend, wie ihn Jedermann an den bekannten Hutpilzen schon gesehen hat; aber auch bei diesen großen Pilzen besteht das Mycelium, das wurzelartige Vegetations- und Nahrungsorgan ganz gewöhnlich aus vereinzelt im Substrat hinkriechenden, verzweigten Hyphen. Der Nichtbotaniker bekommt gewöhnlich nur die über das Substrat hervortretenden massiveren Fruchtträger der Pilze zu sehen, weil das ohnehin nur mikroskopisch genauer sichtbare Mycelium im Substrat verborgen bleibt oder doch nur unter Umständen in feuchter Luft aus diesem hinauswuchert. Für die Ernährungsfrage aber ist gerade die Kenntniss der Mycelien und ihrer Lebensweise von besonderem Gewicht und was hier über die Pilze zu sagen ist, bezieht sich ganz wesentlich nur auf die Mycelien.

Manche Pilze begnügen sich damit, aus ihren Substraten, entweder als Parasiten oder als Koprophyten, nur soviel Substanz aufzulösen und aufzunehmen, als zu ihrer Ernährung nöthig ist. Sie wirken daher im Allgemeinen nur in geringem Grade zerstörend auf ihr Substrat, und selbst wenn sie lebende Pflanzen oder Thiere bewohnen, ist der durch sie angerichtete Schaden ein unbedeutender, wie z. B. bei der Mehrzahl der Rostpilze (Aecidiomyceten); andere wachsen harmlos sich ernährend im Gewebe höherer Pflanzen, um aber schließlich, wenn sie selbst fruktificiren, bösartige Zerstörungen anzurichten, wie die Peronospora infestans, welche die Kartoffelkrankheit bewirkt, und die Brandpilze des Getreides, welche schließlich mit ihren schwarzen Sporenmassen den inneren Raum der Getreidekörner vollständig ausfüllen. Zu den schlimmsten Feinden der höheren Pflanzen gehören jedoch die baumtödtenden Pilze, deren Mycelien im Holz selbst älterer, mächtiger Bäume sich einnisten und aus demselben nicht bloß das zu ihrer Ernährung nöthige Material entnehmen, sondern die Holzmassen zersetzen, bis dieselben zu weichen, schwammigen oder zu pulverig humosen Substanzen umgewandelt sind; selbst das bereits zu Bauzwecken verschiedenster Art verwendete Holz wird von Pilzen zerstört. Der Merulius lacrymans (Hausschwamm) zerstört das Gebälk von Häusern, indem er es in eine jauchige Masse verwandelt u. s. w. — Auch lebende Thiere werden von Pilzen befallen und getödtet: unsere Stubenfliegen gehen jährlich im Herbst bis auf wenige überlebende Exemplare durch einen in sie eindringenden Pilz (Empusa Muscae) zu Grunde und unzählige Raupen werden von Sphaerien getödtet; in diesen Fällen wird schließlich die ganze lebendige Körpersubstanz des Thieres in Pilzmasse umgewandelt; die wasserbewohnenden Saprolegnien verzehren ebenso bis auf die harten Chitinschalen todte, ins Wasser gefallene Insekten.

Indessen sind dies alles nur vereinzelte Vorkommnisse gegenüber der Verbreitung zahlreicher anderer Pilze überall da, wo organisches Leben überhaupt möglich ist; man darf wohl behaupten, dass wenn es keine Pilze gäbe, die ganze Erdoberfläche mit dicken Schichten von Pflanzen- und

Thierleichen, die sich seit Jahrtausenden angesammelt hätten, bedeckt wäre; denn im Grunde sind es die Pilze, besonders die sehr einfach gebauten, kleinen Formen, welche Jahr für Jahr im Verlauf der geologischen Zeiten die abgestorbenen Pflanzen und Thiere zersetzt und wieder in Kohlensäure, Wasser und Ammoniak aufgelöst haben; nur wo abgestorbene Organismen vor dem Zutritt der Luft, deren die Pilze bedürfen, durch allseitige Einschließung im Schlamm oder Versenkung in Torf u. s. w. geschützt waren, sind ihre Reste erhalten geblieben, wenigstens ein großer Theil ihres Kohlenstoffs, der bei der intramolekularen Selbstzersetzung durch die geringe Quantität des in der organischen Verbindung selbst enthaltenen Sauerstoffs nicht oxydirt werden konnte, wie es bei der Steinkohlenbildung geschehen ist und bei der Bildung von Braunkohle und Torf noch geschieht. Diese enormen Leistungen sind aber vorwiegend das Werk überall verbreiteter Pilze, welche nicht bloß das zu ihrer Ernährung nöthige Material in sich aufnehmen, was immer nur einen höchst unbedeutenden Effekt ergeben würde, sondern nebenbei noch zerstörend auf die nicht aufgenommene Substanz des Substrates einwirken. Im höchsten Grade finden wir diese eigenthümliche zerstörende Wirkung bei den Gährungs- und Fäulnisspilzen im engeren Sinn; dass aber auch andere in ähnlicher Weise wirken, wurde schon bei den holzzerstörenden Pilzen vorhin erwähnt, und das Vermodern und schließlich gänzliche Verschwinden der im Herbst abgefallenen Laubmassen der Wälder muss ähnlichen Zerstörungen durch Pilze zugeschrieben werden, wobei die erzeugte Pilzmasse selbst eine höchst geringfügige bleibt.

Soweit die Pilze eben nur Nahrung aus ihren Substraten entnehmen, gleicht ihre Ernährung in der Hauptsache der der phanerogamen Parasiten und Koprophyten; was aber sehr zahlreiche Pilze noch besonders auszeichnet, ist die erwähnte Zersetzung der organischen Substrate, ohne dass die Zersetzungsprodukte vom Pilz aufgenommen werden; nur auf diesem Wege aber ist es möglich, dass die Pilze die beständige Anhäufung organischer Substanz auf der Erdoberfläche verhindern; denn würden die Pilze nur zum Zweck der eigenen Ernährung ihre organischen Substrate ausnutzen, so würde aus diesen schließlich eben eine ungeheure Anhäufung von Pilzmassen hervorgehen.

Kommt es nun aber darauf an, einerseits eine genauere Einsicht in die Ernährung der Pilze, andrerseits in die durch viele Pilze noch außerdem bewirkte Zerstörung ihrer Substrate, also in die Natur der Gährung und Fäulniss, zu gewinnen, so betreten wir den kürzesten Weg, wenn wir auch hier, wie wir es bei der Ernährung der normalen Pflanzen gethan haben, sofort die Resultate der künstlichen Pilzernährung und das experimentelle Studium der Gährungserscheinungen zu Grunde legen.

Die ersten experimentellen Untersuchungen über die Ernährung von Pilzen wurden von PASTEUR vor ungefähr 30 Jahren unternommen; wenn

ich die inzwischen vielfach weiter ausgebildete Methode, Pilze, zumal
höherorganisirte Formen derselben, in Decokten von Früchten, von Mist, in
verschiedenen Mischungen von Gelatine und Zucker u. s. w. zu ernähren,
hier übergehe, so geschieht es deshalb, weil es bei diesen für die Biologie
ler Pilze übrigens hochwichtigen Kulturmethoden sich nur darum handelt,
Pilze von verschiedenster Art überhaupt zu normaler Entwicklung zu brin-
gen, um ihr Wachsthum und ihre Fortpflanzung, die Gestaltung ihrer Orga-
nisationsverhältnisse klar zu legen, während dabei die eigentlichen d. h.
hemischen Ernährungsfragen nicht weiter in Betracht kommen. Diese
etzteren hat aber in neuester Zeit NAEGELI[2]) (unter Mitwirkung von Dr. Löw)
um Gegenstand sehr ausführlicher Untersuchungen und theoretischer Be-
rachtungen gemacht. Wir gewinnen daher am raschesten den gewünschten
Einblick in die Ernährungsvorgänge und Gährwirkung der Pilze, wenn ich
n Kürze die wichtigsten Resultate von NAEGELI's Arbeiten auf diesem Gebiet
orführe.

Die Pilze bedürfen, wie die anderen Pflanzen, außer denjenigen Ver-
indungen, welche ihnen die Elemente der Eiweißsubstanzen, Fette und
ohlehydrate, nämlich Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und
chwefel darbieten, ebenfalls gewisser mineralischer Stoffe, deren An-
esenheit bei dem Chemismus der Ernährung und für die Molekular-
ruktur ihrer organisirten Theile nöthig ist. Aber die Pilze machen nach
AEGELI bezüglich der Auswahl unter den mineralischen Stoffen geringere
nsprüche als die chlorophyllhaltigen Pflanzen. Sie können mit 3 Elemen-
n auskommen, nämlich mit Phosphor, einem Element der Reihe: Kalium,
ubidium, Caesium und endlich einem Element aus der Reihe: Calcium,
agnesium, Barium oder Strontium; da nun die anderen der hier genannten
lemente, nämlich Rubidium, Caesium, Barium und Strontium sicherlich
cht an allen Orten vorkommen, wo Pilze wachsen, so können wir also
gen, sie bedürfen des Phosphors, des Kaliums und außerdem Calcium
ler Magnesium. Der Unterschied gegenüber den normalen Pflanzen läge
so darin, dass diese letzteren Magnesium und Calcium gleichzeitig be-
ürfen. Das Eisen scheint nur für die Chlorophyllbildung der normalen
flanzen nöthig und fällt also bei den chlorophyllfreien Pilzen weg und was
s Chlor und Silicium betrifft, welche NAEGELI zu den Nahrungsbedürf-
issen der höheren Pflanzen rechnet, so wurde in unserer XIV. Vorlesung
ereits das Nöthige darüber gesagt. Die wesentliche Verschiedenheit zwi-
chen Pilzen und normalen, grünen Pflanzen betreffs der Mineralstoffe
ürde also nach NAEGELI's Forschungen nur darin liegen, dass die Pilze
icht gleichzeitig Magnesium und Calcium, sondern nur eines von beiden
ufzunehmen brauchen und dass sie statt dessen auch Barium und Stron-
um, und statt des Kaliums auch Rubidium oder Caesium benutzen können.
ies sind NAEGELI's Resultate betreffs der zur Ernährung der Pilze nöthigen
emente.

Da die Pilze, weil ihnen das Chlorophyll fehlt, nicht im Stande sind, Kohlensäure zu zersetzen und so kohlenstoffhaltige, organische Substanz zu erzeugen, so muss bei künstlicher Ernährung von Pilzen eine kohlenstoffhaltige organische Verbindung neben den Verbindungen der vorhin genannten Elemente dargeboten werden. Nach allen bisherigen Erfahrungen scheint es nun, dass organische Kohlenstoffverbindungen der allermannigfaltigsten Art von den Pilzen aufgenommen und dann durch den Stoffwechsel in ihrem Körper zur Bildung von Zellhaut und Protoplasma benutzt werden können. Von besonderem Interesse aber ist für die wissenschaftliche Einsicht die Kenntniss derjenigen Nährstoffe, welche sich durch besonders einfache Zusammensetzung auszeichnen und deren sonstige chemische Eigenschaften so genau bekannt sind, dass sich aus ihnen bestimmte Folgerungen über die bei der Ernährung des Pilzes wahrscheinlich eintretenden chemischen Vorgänge ziehen lassen. In diesem Sinne benutzte schon PASTEUR 1858 weinsaures Ammoniak zur künstlichen Ernährung von Schimmelpilzen, Hefe und Bakterien. Speciell für die Ernährung der Hefepilze bezeichnet NAEGELI eine von ADOLF MAYER 1869 benutzte Nährstofflösung als eine zweckmäßig gewählte, deren Zusammensetzung ich hier folgen lasse, um dem Leser ein klares Bild zu geben, ohne dass deshalb behauptet wird, es müsse etwa jede Nährstofflösung, in welcher Hefe wachsen soll, genau ebenso zusammengesetzt sein; es ist eben nur ein Beispiel zur Erläuterung. Die betreffende Lösung wäre nun:

Wasser	100	Cub.-Ctmtr.
Zucker	15	Gramm
Salpetersaures Ammoniak	1	„
Saures phosphorsaures Kali	0,5	„
Dreibasisch phosphorsaurer Kalk . .	0,05	„
Schwefelsaure Magnesia	0,25	„

Wenn dieses Nahrungsgemenge also ein günstiges ist, so muss man eine beträchtliche Vermehrung von Hefezellen nach einiger Zeit erhalten, wenn man anfangs etwa mittelst einer Nadelspitze einige wenige in die Flüssigkeit gebracht hat, geradeso, wie wir bei der künstlichen Ernährung einer chlorophyllhaltigen Pflanze verlangen, dass aus einem Samenkorn eine Pflanze von normaler Größe mit zahlreichen, reifen Samenkörnern sich bildet. Dies leistet nun eben die genannte Lösung, wobei jedoch noch Manches zu erwägen bleibt. NAEGELI sagt, dass theoretisch betrachtet aus der angeführten Nährflüssigkeit aus einem an sich unwägbaren Quantum Hefe 3—4 Gramm neue Hefe entstehen müsste, wogegen jedoch in Wirklichkeit nur 1 Gramm entsteht. Man darf trotzdem das Resultat nicht unterschätzen, denn eine einzelne Hefezelle wiegt nur ungefähr 1 Zweimillionstel Milligramm, es würden also in unserer Lösung aus einer oder einigen, wenigen Hefezellen noch immer 2000 Millionen neuer Zellen entstehen und dementsprechend auch eine Vermehrung von Protoplasma und Zellstoff

stattfinden. Indessen führe ich, wie schon angedeutet, diese Zahlen nur deshalb an, um dem in solchen Dingen ganz Unbewanderten überhaupt ein Bild dessen zu geben, worauf es ankommt. Thatsächlich können Hefepilze, Bakterien und verschiedene Schimmelpilze in sehr verschiedenen Nährstoff-nischungen gedeihen, wenn eben nur eine geeignete Kohlenstoffverbindung ıeben den genannten Mineralstoffen vorhanden ist.

Die geeignetste kohlenstoffhaltige Nahrung finden die genannten Pilze mmer im Zucker (Glykose), die beste stickstoffhaltige in Eiweißstoffen und 'eptonen. Nach Naegeli kann der Stickstoff gleichzeitig mit dem Kohlen-toff auch aus Acetamid, Methylamin, Aethylamin, Propylamin, Asparagin nd Leucin aufgenommen werden; wogegen Oxamid und Harnstoff bloß en Stickstoff, nicht aber den Kohlenstoff zu liefern vermögen. Als Stick-toffquelle können die Pilze ferner alle Ammoniaksalze, die Schimmelpilze nd Bakterien auch salpetersaure Salze brauchen. Dagegen kann aber auch on den Pilzen geradeso wie von den grünen Pflanzen freier Stickstoff nicht ır Bildung des Protoplasmas benutzt werden. Ebenso ist das Cyan und essen Verbindungen hierzu ungeeignet. — Als kohlenstoffhaltiges Material nd nach Naegeli fast alle Kohlenstoffverbindungen, wenn sie in Wasser slich und nicht allzu giftig sind, zur Ernährung geeignet, doch sollen Cyan, arnstoff, Ameisensäure, Oxalsäure, Oxamid hierzu ungeeignet sein. Das este Nahrungsmaterial liefert immer ein Gemenge von Pepton und Zucker.

Betreffs der Erzeugung plastischer Stoffe innerhalb der Pilzzellen aus em aufgenommenen Nahrungsmaterial hat Naegeli vorwiegend die Fett-ildung studirt (Stärke wird von Pilzen überhaupt nicht erzeugt). Dass in en reifenden Samenkörnern Fett aus Kohlehydraten, zumal Stärke ent-teht, ist nach dem von mir früher Mitgetheilten durchaus unzweifelhaft, da iese Umwandlung auch an der Reife nahen Samenkörnern stattfindet, wenn ıan sie aus der Frucht herausnimmt, wobei ein anderes Material zur Bil-lung des Fettes unter den obwaltenden Verhältnissen gar nicht möglich ist. us Naegeli's Untersuchung geht nun hervor, dass Fettbildung aus Kohle-ydraten auch bei niederen Pilzen stattfindet, aber ebenso aus Albuminaten nd anderen stickstoffhaltigen Kohlenstoffverbindungen. Befinden sich Pilz-ellen in reinem Wasser, so entsteht in ihrem Inhalt Fett auf Kosten ihrer Eiweißsubstanz, indem sich das Protoplasma vermindert. Am deutlichsten t dies bei den Schimmelpilzen, aber auch bei der Hefe nachzuweisen. — ass Albuminate und andere stickstoffhaltige Kohlenstoffverbindungen Ma-erial zur Fettbildung abgeben können, lässt sich nach Naegeli darthun, wenn man diese Substanzen unter Zusatz von den nöthigen Mineralstoffen usschließlich zur Ernährung benutzt: die Bakterien (Spaltpilze) gedeihen a einer Lösung von Eiweiß oder noch besser von Peptonen aus Eiweiß, die Schimmelpilze wachsen darin, wenn die Lösung etwas freie Phosphorsäure nthält. Wenn nun bloß eine Spur von Sporen oder Pilzen zur Aussaat erwendet wird, so erhält man eine mehr als millionenfache Vermehrung

der Pilze, also auch von Fett. Das Eiweiß kann mit ähnlichem Erfolg durch Asparagin oder Leucin ersetzt werden. — Auch Zucker mit Ammoniak, ebenso weinsaures Ammoniak ist unter Zusatz von Aschenbestandtheilen zur Ernährung genügend. Statt Zucker kann auch Mannit, Glycerin, statt Weinsäure kann Essigsäure, Salicylsäure oder eine andere organische Säure benutzt werden. In den meisten Fällen lässt sich ferner das Ammoniak als Stickstoffquelle durch Salpetersäure ersetzen. — »Wird statt des Ammoniak oder der Salpetersäure Eiweiß (resp. Pepton) als Nahrung verwendet, so lässt sich die Entstehung von Fetten und Cellulose aus Zucker oder Weinsäure u. s. w. dann nachweisen, wenn man von ersterem wenig, von der stickstofflosen Verbindung dagegen eine größere Menge in die Nährlösung giebt. Die Analyse der Ernte ergiebt in diesem Fall, dass nur die Albuminate von dem Eiweiß der Nährlösung abgeleitet werden können und dass die Gesammtheit oder wenigstens ein großer Theil des Fettes und der Cellulose von den Bestandtheilen des Zuckers oder der Weinsäure herstammen müssen. Die angeführten Thatsachen beweisen unzweifelhaft, dass die Pilzzellen das Material für die Fettbildung aus den verschiedensten stickstoffhaltigen und stickstofflosen Verbindungen entnehmen können.« Übrigens wird die theoretisch-chemische Deutung dieser Vorgänge durch die Thatsache erschwert, dass die chemische Beschaffenheit der Nährlösung, wie NAEGELI sagt, für die Fettbildung in den Pilzen fast ganz bedeutungslos zu sein scheint.

Was die Beziehung der Fettbildung zur Athmung betrifft, so bemerkt NAEGELI: »Die Schimmelpilze wachsen bloß bei Zutritt von freiem Sauerstoff und sind fettreich; die Bierhefe entwickelt sich bei sehr mangelhaftem Sauerstoffgenuss und ist fettarm; das Gleiche gilt für die Spaltpilze (Bakterien). Die an der Oberfläche der Nährflüssigkeit lebenden Schimmelpilze sind fettreicher als ihre eigenen untergetauchten Sprossformen. Zur Bildung der Sporen, welche viel Fett enthalten, ist freier Luftzutritt nothwendig. Die Sprosspilze (Hefe) bringen, wie bekannt, nur dann Sporen hervor, wenn sie auf einem Substrat ausgebreitet, halb trocken liegen; die Spaltpilze erzeugen, wie es scheint, ihre Sporen ebenfalls niemals innerhalb einer Flüssigkeit, sondern nur in den oberflächlichen Decken. In Flüssigkeiten lebende Schimmelpilze bilden nur an den in die Luft sich erhebenden Hyphen fettreiche Dauersporen. Warum aber die Pilze zur Erzeugung von Fett gerade Sauerstoff bedürfen, bleibt vorerst noch eine offene Frage.

Diese ausführlichen Mittheilungen über die Fettbildung in den Pilzen, die wohl im Wesentlichen auch auf die höher entwickelten Formen zu übertragen sind, verdienen um so mehr Interesse, als die Pilze sammt und sonders keine Stärke erzeugen und selbst eigentliche Zuckerarten nicht oder nur in geringer Menge bilden, wogegen man häufig Mannit in ihnen findet. Selbst der Zellstoff der Pilze unterscheidet sich einigermaßen von dem der

rigen Pflanzen dadurch, dass er die gewohnte Blaufärbung mit Jod und hwefelsäure nicht ergiebt.

Es wurde schon vorhin bemerkt, dass die Hefe und die Bakterien ben manchen anderen Pilzen das sie umgebende Substrat nicht nur da- ı ausnutzen, dass sie demselben die Bestandtheile ihrer eigenen Nahrung ziehen, dass sie vielmehr gleichzeitig Gährung und Fäulniss bewirken h. die complicirt gebauten Moleküle der Kohlehydrate und Eiweißstoffe setzen und zwar in weit größerer Quantität als zum Zweck ihrer eigenen ährung irgendwie nöthig wäre. Besonders energisch ist diese Gähr- kung bei der Hefe, welche den Zucker in Alkohol und Kohlensäure, cerin und Bernsteinsäure zersetzt. NAEGELI[3]) fand, dass 1 Gr. Unterhefe ckengewicht) in einer zehnprocentigen Rohrzuckerlösung, welche wein- res Ammoniak als Nährstoff enthält und durch welche fortwährend Luft chgeleitet wird, bei 30° C. während 24 Stunden ungefähr 70 Gr. Zucker gohr, wobei in 24 Stunden das Gewicht der Hefe selbst auf mehr als Gr. stieg. Im Durchschnitt sind also während 24 Stunden 1,7 Gr. Hefe ksam gewesen, welche das Vierzigfache ihres Gewichtes an Rohrzucker legten. Zur weiteren Beurtheilung dieser Vorgänge, auf die wir jedoch r nicht näher eingehen können, mag noch die Bemerkung Raum finden, s das Volumen einer Bierhefenzelle gleich 5 Zehnmilliontheil Cubik- limeter beträgt, was ungefähr dem Gewicht von 5 Zehnmilliontheil Milli- mm entspricht. Ferner berechnet NAEGELI, dass bei der Vergährung von Kgr. Rohrzucker oder nach der Invertirung desselben von 1,0526 Kgr. ubenzucker, wobei 0,51 Kgr. Alkohol entstehen, 146,6 Calorien an rme erzeugt werden. Die Temperatur einer gährenden Zuckerlösung n, wenn keine Wärmeverluste stattfinden, um mehr als 14° C. sich er- en. — Die Hauptmasse des Zuckers zerfällt bei der Gährung in Kohlen- re und Alkohol; PASTEUR zeigte aber schon, dass ungefähr 5 Procent des ckers in Bernsteinsäure, Glycerin und Kohlensäure zerfallen. — Wenn ch nach NAEGELI die Gährwirkung der Hefe bei Zutritt von Sauerstoff ergischer ist, so findet dieselbe doch auch bei völligem Abschluss des uerstoffes aus der gährenden Flüssigkeit statt: in der Technik ist dies gar das gewöhnliche Verfahren; die den Weinmost enthaltenden Fässer rden mit besonderen Ventilen am Spundloch versehen, welche den Aus- tt der ungeheuren Massen von Kohlensäure, aber keinen Zutritt von uerstoff gestatten, und auch bei Versuchen im Kleinen kann man sich icht überzeugen, dass die Gährung mit großer Energie in einer völlig uerstofffreien Zuckerlösung verläuft.

Unter den Mucor-Arten ist es besonders die Species Mucor racemosus, ren Mycelium im Innern einer zuckerhaltigen Flüssigkeit in rundliche eich der Hefe durch Sprossung sich vermehrende Zellen zerfällt, die, wenn ch in viel geringerem Grade, Alkoholgährung bewirken. Bringt man auf en völlig gesunden Apfel, nachdem an einer kleinen Stelle die Schale

weggenommen ist, einige Mucorsporen, so wächst das Mycelium dieses Pilzes in wenigen Tagen durch das ganze Parenchym des Apfels, welches dabei in eine weiche, später sogar zerfließende Masse verwandelt wird, deren Geruch und Geschmack die Bildung von Alkohol und ätherischen Ölen anzeigt.

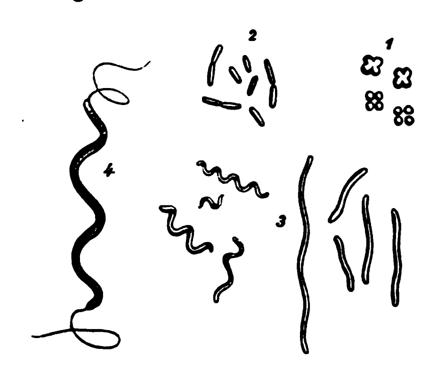


Fig. 248. Schizomyceten. 1. Sarcine. 2. Bakterium. 3. Vibrio. 4. Spirillum (nach COHN).

Eine besondere Form der Gährung wird durch die Fäulnisspilze (Spaltpilze, Bakterien) hervorgerufen. Sie sind noch viel kleiner als die Hefezellen, rundlich oder stäbchenförmig und dadurch ausgezeichnet, dass sie zunächst ebenfalls zuckerreiche Lösungen in Gegenwart von Eiweißstoffen in einer der betreffenden Pilzspecies entsprechenden Weise zersetzen: sie verwandeln den Traubenzucker in Milchsäure, die Milchsäure unter Bildung von Kohlensäure und Wasserstoff in Buttersäure und bleibt bei dieser Gährung noch etwas Traubenzucker übrig, so wird derselbe in Mannit verwandelt und auch diese Zersetzungen können ohne direkte Betheiligung des atmosphärischen Sauerstoffes verlaufen. Bei der Bildung der Essigsäure aus verdünntem Alkohol durch Vermittlung eines anderen Bakteriums (der Essigmutter) ist jedoch reichlicher Sauerstoffzutritt nöthig. — Die Fäulniss im engeren Sinne trifft eigentlich nur die Eiweißsubstanzen, welche durch farblose, gelbe, rothe, blaue Bakterien zersetzt werden. Feuchtes Brod, Mehl, gekochtes Hühnereiweiß u. s. w. längere Zeit der Luft ausgesetzt zeigen zunächst an einzelnen Stellen, die sich mehr und mehr ausbreiten, Bakterienkolonien, die besonders bei den Farbstoffbakterien sehr in die Augen fallen. Man braucht nur mit einer Nadelspitze diese Stellen zu berühren und dann ein geschältes hartes Ei, welches in feuchter Luft liegt, mit der Nadel zu berühren, um an dieser Stelle binnen wenigen Tagen eine Bakterienkolonie mit allen Wirkungen der Fäulniss sich ausbreiten zu sehen. Die tiefgreifende Zersetzung, welche die Eiweißstoffe durch die Bakterien erfahren, erkennt man am einfachsten daran, dass übelriechende Gase: Ammoniak, Schwefelwasserstoff, Schwefelammonium in großer Masse entweichen. Schließlich wird die Eiweißsubstanz völlig zerstört.

Es ist gegenwärtig kaum noch zweifelhaft, dass die gewöhnliche Hefe ebenso wie die Bakterien nur besondere Vegetationsformen von aus Hyphen bestehenden Pilzen sind, ähnlich wie die Mucorhefe nur eine besondere Vegetationsform des Mucor racemosus ist. Speciell für die Bakterien hat in neuester Zeit ZOPF nachgewiesen, dass sie durch Abgliederung aus äußerst dünnen Fadenpilzen (Beggiatoa, Cladothrix) entstehen und dass diese Pilz-

formen wieder aus ihnen hervorgehen. Die Bakterienform dieser Pilze pflanzt sich unter geeigneten Ernährungsbedingungen durch immer wiederholte Quertheilungen fort. Ähnliche Vegetationsverhältnisse kommen ja auch bei manchen Algen und selbst am Protonema der Laubmoose vor. Das Merkwürdige und Auffallende der Hefepilze und Bakterien liegt aber vorwiegend in ihrer Befähigung, so überaus große Massen von Kohlehydraten und Eiweißstoffen durch Gährung zu zerstören, während sie selbst in ihrem Wachsthum nur kleine Quantitäten verbrauchen.

In den Hefepilzen und Bakterien haben wir also die bis zu einem Maximum gesteigerte, die eigentliche Ernährung begleitende Gährwirkung gefunden. Dass aber auch bei anderen Pilzen Ähnliches, wenn auch in geringerem Grade stattfindet, geht schon aus dem Verhalten der gewöhnlichen Mucorformen hervor, deren Mycelium in gesunde Äpfel eindringend und das Parenchym derselben völlig durchwachsend sich keineswegs damit begnügt, das zu ihrer Ernährung nöthige Material aufzusaugen; vielmehr wird die Substanz des Apfels in eine weiche, nach Alkohol und ätherischem Öl riechende Substanz zersetzt. Abgesehen jedoch von dem über die Gährungspilze Mitgetheilten fehlt es bis jetzt an einer genaueren Einsicht in die durch Pilze bewirkten chemischen Veränderungen an ihren Substraten. Das Beste, was wir in dieser Beziehung besitzen, sind ROBERT HARTIG's Angaben über die Zerstörung des Holzes durch baumtödtende Pilze. Es wird daher gut sein, bevor ich seine Angaben darüber anführe, einige vorläufige Bemerkungen über diese Pilze vorauszuschicken.

Durch die denkwürdigen Arbeiten ROBERT HARTIG's ist festgestellt worden[1]), dass die aus erkrankten Baumstämmen herauswachsenden gestielten Hutpilze, wie Agaricus melleus und sehr zahlreiche Arten, deren Fruchtkörper in Form eines halben Hutes ohne Stiel aus Baumstämmen herauszuwachsen pflegt, wie Trametes pini, Polyporus fulvus, vaporarius, mollis, borealis, welche sämmtlich auf Nadelbäumen erscheinen, ebenso Hydnum diversidens, Telephora perdrix, Polyporus sulphureus, igniarius, dryadeus, Stereum hirsutum, welche sämmtlich die Eichen bewohnen u. a., keineswegs die harmlosen Parasiten sind, für die man sie früher hielt, vielmehr zeigte er, dass das feinfädige Mycelium derselben in die Wurzeln (Trametes radiciperda, Agaricus melleus, welch' letzteres in der Erde fortkriechend die subterranen Rhizomorphen darstellt) oder häufiger direkt in Stämme und Äste gewöhnlich durch vorhergehende Verwundungen eindringt und Jahre lang im Holz vegetirend das letztere zerstört; in Folge dessen können selbst größere Bäume durch das in ihnen wohnende Mycelium getödtet oder wenigstens ihr Holz unbrauchbar gemacht werden. Aus dem im Innern des Holzes vegetirenden Mycelium treten bei allen genannten Arten zuletzt die schon erwähnten, oft sehr großen Fruchtkörper hervor, die selbst wieder in manchen Fällen (wie bei Polyporus igniarius) Jahre lang fortwachsen.

Indem ich wegen der Lebensweise dieser Pflanzen auf HARTIG's Arbeiten

verweise[4]), will ich hier, wo es sich um Ernährungsfragen handelt, n einige seiner Resultate betreffs der Veränderungen, welche das Conifere holz durch das Mycelium erleidet, anführen. Von großem Interesse, sa Hartig, sind die Veränderungen der Zellwände des Holzes, welche durch d Einwirkung der Pilze hervorgerufen werden. Zunächst ist hervorzuhebe dass die Pilzhyphen stets im Innern der Holzzellen vegetiren und nur d Wandungen quer durchbohren, wobei jedoch nicht ausgeschlossen ist, da sie zuweilen auch in der Wand seitwärts, aufwärts oder abwärts fortwac sen und sich in ihr verästeln. Das Mycelium des Agaricus melleus lebt i letzter Form sogar ganz vorwiegend in der harten Substanz der Holzzell wände. Die Bohrlöcher in den Wandungen, welche entweder von Anfan an den Durchmesser des Pilzfadens haben, oft aber bedeutend kleiner sind weil die Hyphen innerhalb der von ihnen durchbohrten Zellwand sich ver dünnen, erweitern sich nachträglich in der Regel bedeutend, indem di Auflösung der Zellwandsubstanzen von dem Bohrloche aus schneller statt zufinden scheint. — Die Thätigkeit der Pilzhyphen im Innern des Holz gewebes ist verschieden. Einestheils nehmen dieselben die organischen Stoffe, die sich ihnen unterwegs direkt darbieten, unverändert in sich auf, erzeugen aus ihnen unter Ausscheidung von Kohlensäure Pilzplasma und Pilzcellulose; andrerseits entziehen sie auf weitere Distanz den organischen Verbindungen gewisse Stoffe, die sie zu ihrer Ernährung bedürfen und veranlassen damit eine chemische Veränderung des nicht aufgenommenen Zellinhaltes, resp. der Zellwandungen. — Die in gesundes Eichenholz eindringenden Pilzhyphen nehmen nach Hartig den Gerbstoff unverändert in sich auf, derselbe kann durch Eisensalze in ihnen nachgewiesen werden. Die zahlreichen Seitenhyphen, welche haustorienartig die Wandungen durchbohren, nehmen durch ihre Spitzen die gelöste Zellwandsubstanz des Holzes ganz und gar in sich auf, aber außerdem üben diese weit über ihre unmittelbare Umgebung hinaus einen tief eingreifenden, zersetzenden Einfluss auf Zellinhalt und Zellwandung aus, indem sie denselben gewisse Stoffe entziehen, die zur Ernährung der Pilzhyphen dienen, wobei die wunderbarsten, jede einzelne Pflanzenart charakterisirenden Verschiedenheiten auftreten. In vielen Fällen nimmt die Wandung der Holzzellen wieder vollständig den Charakter der Cellulose an, sie wird farblos, geschmeidig, quellbar und färbt sich mit Chlorzinkjod schön violett; — in anderen Fällen dagegen bräunt sich die Holzzellwand, wird sehr spröde, ihre Substanz ist größtentheils in Ammoniak löslich und giebt mit Kalilösung eine braune Flüssigkeit. Das heißt offenbar mit anderen Worten: die einen dieser Pilze nehmen vorwiegend die Holzsubstanz, das Xylogen, aus den Zellwänden auf und lassen den Zellstoff derselben zurück, während andere gerade den Zellstoff aufnehmen und die ihn imprägnirende Holzsubstanz zurücklassen. Ersteres geschieht z. B. bei Trametes pini, letzteres bei Polyporus mollis. — Hartig ist der Meinung, dass der größte Theil der organischen Substanzen

les Holzes schließlich in Kohlensäure und Wasser zerfällt, ohne vorher in lie Pilzfäden aufgenommen worden zu sein. — In stark zersetztem Coniırenholz zeigt sich das Terpentinöl nicht mehr flüssig, sondern verharzt, in morphen Stücken die Hohlräume der Holzzellen erfüllend. In durch Traıetes radiciperda stark zersetztem Fichtenholz waren die vorher verkiehnın (mit Terpentin durchtränkten) Tracheiden vollgefüllt mit Krystallen, ıren Löslichkeit in Terpentin sie als Krystalle von Terpentinhydrat erınnen ließ. — Selbstverständlich entnehmen die Mycelien der baumdtenden Pilze auch ihre Aschenbestandtheile dem Holz und diese wandern die außerhalb gelegenen Fruchtkörper. Wie bei den meisten anderen lzen werden bei der Ernährung auch hier Krystalle von Kalciumoxalat wohl in dem ernährenden Holz wie in den Fruchtträgern ausgeschieden.

Werfen wir nun rückwärts schauend noch einmal einen Blick auf das ıer die Ernährung der Pilze Gesagte, so finden wir also Formen, die sich mit begnügen, aus ihren lebenden oder todten Substraten gerade nur das d soviel aufzunehmen, als zum Aufbau ihres Körpers nöthig ist, außerm aber solche, welche neben ihrer Nahrungsaufnahme in dem Substrat ıssenhafte Zersetzungen hervorrufen und dasselbe zerstören. Diese letzıe Wirkung, die, wie es scheint, in den verschiedensten Abstufungen bis kaum merklichen Graden vorkommt, können wir allgemein, — auch da, ı es sich um die Zersetzung von Holz handelt, — unter den erweiterten griff der Gährung zusammenfassen. Über die wahre Natur der Gähng, speciell über ihre wesentliche Verschiedenheit von den Fermentrkungen, habe ich schon in der XXI. Vorlesung das Nöthige mitgetheilt. er möchte ich nur noch hervorheben, dass beide Aktionen einander nicht szuschließen brauchen. Zunächst werden wir annehmen müssen, dass e Pilze auf ihr Substrat fermentativ einwirken, um eben aus diesem ihr ıhrungsmaterial zu gewinnen: wenn ein Pilzfaden durch eine harte Zellınd hindurchwächst, so werden wir annehmen müssen, dass an seiner ıerfläche ein Ferment vorhanden ist, durch welches nicht nur Cellulose ndern auch Holzstoff, unter Umständen Cuticularsubstanz aufgelöst wird; enso durchbohren Keimschläuche verschiedener parasitischer Pilze die ırperdecken von Insekten, wozu in ähnlicher Weise wohl ebenfalls nothındig ein Ferment an der Oberfläche des Keimschlauches vorhanden sein ıss, welches in diesem Falle, wo es sich um Auflösung von Eiweißsubınzen und vielleicht sogar von Chitin handelt, als ein peptonisirendes beıchtet werden darf. Im Allgemeinen wird es genügen, dass der in ein ıbstrat eindringende Pilzfaden eine äußerst geringe Quantität von Ferment dem angegebenen Zweck enthalte, da ja schon bei den Keimpflanzen d Knospen der Phanerogamen nur äußerst geringe Mengen entstehen. ıch braucht die Wirkung dieses Fermentes jederzeit nur dicht an der ıerfläche des fortwachsenden Pilzfadens sich kenntlich zu machen, so dass f messbare Entfernung hin keine Zersetzung des Substrates weiter erfolgt.

Dies erklärt wenigstens, wie es den Pilzfäden möglich wird, durch di cuticularisirte Epidermis lebender Pflanzen, durch verholzte Zellwände auch durch Stärkekörner glatte Löcher zu bohren, die sie selbst vollständi ausfüllen. Offenbar ist diese fermentative Wirkung eines Pilzfadens mi derjenigen zu vergleichen, welche ich bereits pag. 446 bei Fig. 236 an de keimenden Dattel beschrieben habe: wie dort das zarte, weiche Haustorium des ersten Keimblattes in die harte Masse des Endosperms hineinwächst indem es dicht an seiner Oberfläche durch seine Fermentwirkung den harten Zellstoff ebenso wie die Eiweißsubstanzen und Fette des Endosperms auflöst und aufsaugt, ebenso, können wir uns vorstellen, dringen die Pilzfäden in ihre festen, in bloßem Wasser unlöslichen Substrate ein.

Dass auch die Gährungspilze fermentativ auf ihr Substrat einwirken, zeigt zunächst die invertirende Wirkung der Hefe, indem sie Rohrzucker in Glykose verwandelt, und sicherlich werden wir annehmen dürfen, dass bei der eigentlichen Ernährung aller auf ihr Substrat zerstörend einwirkenden Pilze zunächst die Fermentwirkung stattfindet, durch welche ein Theil des Substrates in ernährungsfähige Form für den Pilz gebracht wird; neben dieser Fermentwirkung macht sich dann die Gährwirkung geltend, durch welche das Substrat (zuweilen zum Schaden des betreffenden Pilzes selbst) zerstört wird; das eigenthümliche Verhalten der Peronospora infestans, welche monatelang in den Knollen und grünen Sprossen der Kartoffel sich ernährt, ohne Schaden anzurichten, bis endlich bei dem Auswachsen der Fruchtträger eine rasch fortschreitende Tödtung und Zersetzung des ernährenden Gewebes eintritt, weist darauf hin, dass in diesem Falle derselbe Pilz in verschiedenen Lebensperioden bald fermentativ, bald als Gährungserreger auf sein Substrat einwirkt.

Gegenüber der zerstörenden Wirkung, welche die Gährungs- und Fäulnisspilze im weitesten Sinn des Wortes auf ihre Substrate ausüben, finden wir aber eine große artenreiche Gruppe von Pilzen, welche im Gegentheil ihre lebenden Substrate günstig beeinflussen, ihr Gedeihen sogar befördern, um sie desto besser auszunutzen. Dies ist bei den Flechten (Lichenen) der Fall[5]). Es wird jedoch nöthig sein, um dem Leser den wahren Sachverhalt, um den es sich bei diesen merkwürdigen Pflanzen handelt, klar zu machen, in aller Kürze auf den anatomischen Bau derselben hinzuweisen. Es war längst bekannt, dass der Flechtenkörper aus zwei ganz verschiedenen Gewebeformen besteht: aus typischem Pilzgewebe, welches auch die Fruktifikationsorgane erzeugt und aus chlorophyllhaltigen, meist rundlichen oder sonst wie geformten Zellen, welche mit einfacheren Algenformen eine nicht zu verkennende Ähnlichkeit darbieten. Sie wurden früher als Gonidien bezeichnet. Im Jahre 1864 wies DE BARY zuerst darauf hin, dass diese Gonidien wenigstens bei einer gewissen Flechtenabtheilung (den Gallertflechten) echte Algen sein könnten, welche von den Hyphen echter Pilze umsponnen, zu deren Ernährung dienen. Dieser von DE BARY angeregte

Gedanke wurde später von SCHWENDENER verallgemeinert und durch eine Reihe experimenteller Arbeiten von BARANETZKY, REESS und STAHL schließlich lie volle Gewissheit darüber rlangt, dass alle Flechten in ler That nichts Anderes sind ls Pilze aus der Abtheilung der scomyceten, welche die Gewohnheit haben, bestimmte neist mikroskopisch kleine Alen zu umspinnen, sie ganz einuhüllen, so dass ein aus Pilz ind Alge zusammengesetzter rganismus entsteht. Unsere ig. 250 zeigt nach BORNET einige älle der Art und Weise, wie lie Keimfäden der betreffenden lechtenpilze soeben im Begriffe ind, Algen zu ergreifen und zu mspinnen. Die betreffenden ilze keimen zwar auch ohne lie Gegenwart der Algen, sie ehen dann aber zu Grunde und in Flechtenkörper kommt nur lann zu Stande, wenn die keimenden Pilze frühzeitig genug mit solchen lgen in Verbindung treten können, mit denen sie einen Flechtenkörper zu ilden im Stande sind, denn jeder Flechtenpilz ist seiner specifischen Natur ach an bestimmte Algenformen gebunden.

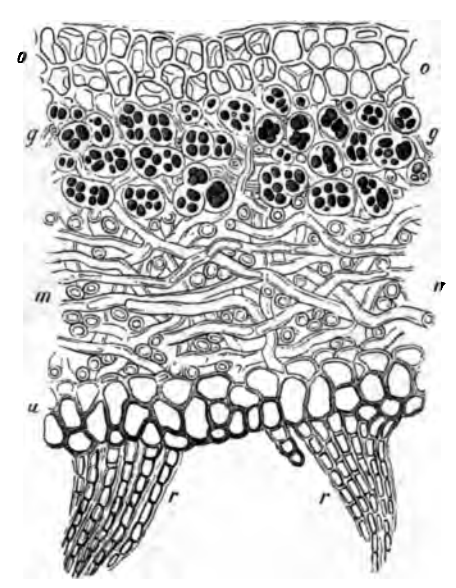


Fig. 249. Sticta fuliginosa, Querschnitt durch den laubartigen Vegetationskörper; *o* die obere, *u* die untere Hautschicht; *m m* das Pilzgewebe; *r r* die Wurzeln; *g g* Algenzellen in Theilung und Vermehrung begriffen (stark vergr.).

Besonders durch BORNET und STAHL wurde constatirt, dass durch die ereinigung von Pilz und Alge beide in ihrem Gedeihen gefördert werden. hne in weiteres Detail einzugehen, braucht nur hervorgehoben zu werlen, dass die von dem Pilzgewebe eingeschlossenen Algen dem Wachsthum les Ganzen entsprechend sich durch Theilung beständig vermehren und e nach der Natur der Flechte mit dem Pilzgewebe ein mehr oder weniger leichartiges Gemenge darstellen (homoeomerische Flechten) oder innerhalb les Pilzgewebes unter der Oberfläche desselben eine Schicht bilden (heteomere Flechten).

Es leuchtet ein, dass die chlorophyllhaltigen Algen im Flechtenkörper erade so als Assimilationsorgane wirksam sind, wie die chlorophyllhaltigen ellen etwa in der Rinde eines grünen Stengels oder in einem Blatt. Ihre ssimilationsprodukte kommen dem Flechtenpilz als Nahrungsmaterial zu ut, während umgekehrt die zur Assimilation nöthigen Aschenbestandtheile nen durch den Pilz zugeführt werden. Durch dieses Convivium aber erden die Flechten nunmehr unabhängig von einem organischen Substrat:

während alle übrigen Pilze Parasiten oder Humusbewohner sind, könn sich die Flechten auf rein mineralischem Boden, selbst auf der Oberfläc

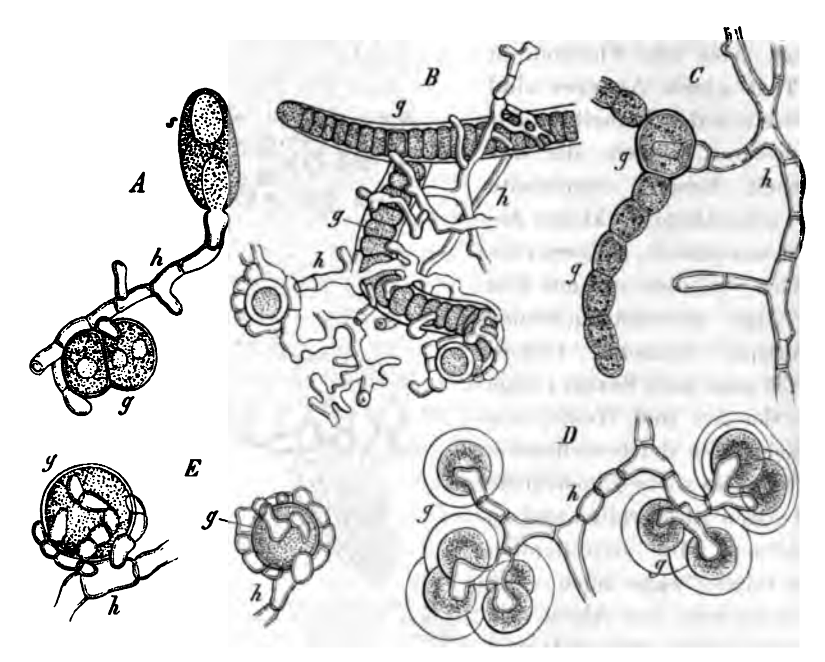


Fig. 250. Verschiedene Algen, welche von Flechtenpilzen befallen werden; letztere überall mit *h* bezeichnet, während in jeder Figur *g* die Alge (das Gonidium) bezeichnet. — *A* Keimende Spore *s* von Physcia parietina, deren Keimschlauch *h* sich auf Protococcus viridis festsetzt; *B* ein Scytonemafaden von den Hyphen des Pilzes Stereocaulon ramulosum umsponnen; *C* aus dem Gewebe der Flechte Physma chalaganum: in eine Zelle des Nostocfadens dringt das Ende einer Hyphe ein; *D* aus dem Gewebe der Flechte Synalyssa symphorea, die Alge *g* ist eine Glococapsa; *E* aus dem Gewebe der Flechte Cladonia furcata, deren Nähralge *g* zur Gattung Protococcus gehört (stark vergr. — nach BORNET).

krystallinischen Gesteins ansiedeln, da ja die in ihnen enthaltene Alge sie unabhängig macht, und wenn Flechten mit Vorliebe Baumrinden bewohnen so geschieht es sicherlich nicht, um aus diesen ihr organisches Nahrungsmaterial zu ziehen, sondern aus anderen Gründen. Während andere Pilze organische Substrate zersetzen, finden wir zahlreiche Flechten befähigt, die unorganische Substanz von Gesteinen z. B. des Granites zu zersetzen, um ähnlich wie die Wurzeln der höheren Pflanzen diejenigen Mineralstoffe zu gewinnen, welche ihre chlorophyllhaltigen Zellen, die Algen in ihrem Gewebe, zur Assimilation bedürfen. Indem also diese Pilze mit bestimmten Algen sich vereinigen, um sich von ihnen ernähren zu lassen, gewinnen sie eine Freiheit in der Wahl ihrer Wohnorte, die keinem anderen Pilz zu Gebote steht.

Aber noch eine andere ungemein merkwürdige Folge resultirt aus dem Convivium von Pilz und Alge, nämlich die, dass die äußeren Körperformen der Flechten überhaupt nicht mehr die der gewöhnlichen Pilze bleiben, dass sie sich vielmehr in dieser Beziehung wie die nicht schmarotzenden

Chlorophyllpflanzen verhalten. Zwar giebt es zahlreiche sogenannte Krustenflechten, welche ganz mit dem Substrat verwachsen sind; wo aber größere von dem Substrat sich mehr ablösende Formen unter den Flechten sich ausbilden, da tritt sofort wieder die für die gesammte Gestaltung der Pflanzenwelt maßgebende Bedeutung des Chlorophylls hervor: der Flechtenkörper entwickelt sich dann entweder in Form einer flachen, blattartig ausgebreiteten Platte, wie bei den sogenannten Laubflechten, oder aber in Gestalt eines vielfach verzweigten Strauches. In beiden Fällen nämlich wird der Zweck erreicht, die chlorophyllhaltigen Elemente des Flechtenkörpers in dünnen Schichten dem Licht darzubieten, um das Assimilationsgeschäft zu verrichten; dieses Princip beherrscht ja, wie schon in den ersten Vorlesungen hervorgehoben wurde, die Gestaltungsverhältnisse aller chlorophyllhaltigen Sprosse und wie es unter den höheren Pflanzen neben den gracilen Formen auch plumpe Succulenten giebt, so finden sich auch unter den Flechten succulente Formen, die sogenannten Gallertflechten, deren durchscheinender Körper dem Licht tiefer einzudringen gestattet, wodurch eine lockere, aber mehr gleichmäßige Vertheilung der chlorophyllhaltigen Zellen

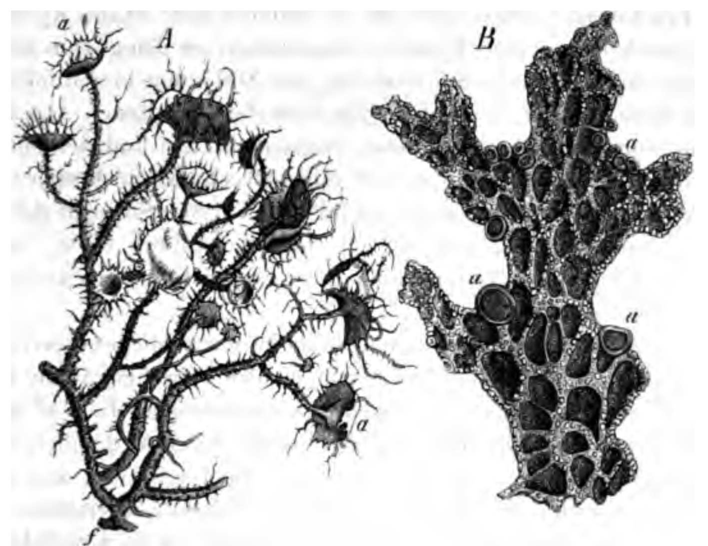


Fig. 251. *A Usnea barbata*, eine Strauchflechte (natürl. Gr.), *B Sticta pulmonacea*, eine Laubflechte (natürl. Gr.) von der Unterseite gesehen: *a* Früchte; *f* die Haftscheibe von *A*, womit diese Flechte auf der Rinde eines Baumes angewachsen ist.

in ihm möglich wird. Wie wir also früher schon wiederholt fanden, dass sowohl bei Phanerogamen wie Kryptogamen durch das Verschwinden des Chlorophylls einerseits Abhängigkeit von organischen Substraten, andrerseits plumpe Körperformen erzeugt werden, so finden wir hier bei den Flechten umgekehrt, dass typisch chlorophyllfreie Pilze durch ihr Zusammenleben mit chlorophyllhaltigen Algen wieder dazu veranlasst werden, Körperformen anzunehmen, wie sie sonst nur den typisch chlorophyllhaltigen

Pflanzen eigen sind. Gewiss war es dieses ganz andere Aussehen de Flechten gegenüber den anderen Pilzen, was wesentlich mit dazu beige tragen hat, den älteren Flechtenkennern die neue Theorie der Flechten natur unannehmbar erscheinen zu lassen.

Aber noch eine andere hochwichtige Lehre lässt sich aus der nunmeh bekannten Natur der Flechten ziehen, nämlich die, dass die äußere Körper form einer Pflanze durchaus nicht von ihrer histologischen Natur abhängt Offenbar liegt es nicht in der Natur der Pilzhyphen, dass die Strauch- und Laubflechten so charakteristische Formen von Strauchgestalt und flache Ausbreitung annehmen, noch weniger sind die betreffenden Algen an sich, wenn sie nämlich frei leben, zur Bildung von Körpern geneigt, welche die in Fig. 251 repräsentirten Formen annehmen; wohl aber resultiren diese Formen aus der Verbindung beider und zwar wesentlich nach dem Princip, dass es für eine chlorophyllhaltige Pflanze darauf ankommt, die grünen Zellen in geeigneter Weise dem Licht und der Luft darzubieten. Um schließlich auch dies noch hervorzuheben, bewirkt das Convivium von Pilz und Alge, dass der erstere nicht mehr wie sonst sich in ein Mycelium und in Fruchtträger differenzirt; für die anderen Pilze ist das Mycelium mit den Eigenschaften echter Wurzeln ausgestattet, es dringt zum Zweck der Nahrungsaufnahme in das Substrat ein; die Nöthigung hierzu fällt bei den Flechten hinweg: für sie sind die im Gewebe enthaltenen Algen das ernährende Substrat und gerade dieses muss dem Licht und der Luft ausgesetzt sein, und somit bildet sich statt eines Myceliums ein Körper, der nur an einer oder einigen Stellen mit irgend einem festen Substrat durch Haftorgane zusammenhängt, etwa so, wie manche größere Algen; und diese Haftorgane können bei Laubflechten die wesentlichsten Eigenschaften von Wurzeln annehmen.

Neuesten Beobachtungen zu Folge scheint ein ähnliches Convivium wie zwischen Alge und Pilz bei den Flechten auch zwischen Algen und verschiedenen einfach organisirten Thieren vorzukommen. Es war längst bekannt, dass manche Rhizopoden, Parametien, Stentoren, Vorticellen, der Süßwasserschwamm (Spongilla), unser kleiner Armpolyp (Hydra) und verschiedene Strudelwürmer (Vortex) in ihrer durchsichtigen Körpersubstanz grüne Körner enthalten, welche für Chlorophyllkörner gehalten wurden. Nach einer neuen Untersuchung von BRANDT [6]) stellt sich nun heraus, dass diese scheinbaren Chlorophyllkörner mit Zellkern versehene rundliche, kleine Algenzellen sind, und ferner, dass die betreffenden Thiere, wenn sie derartige, also assimilationsfähige Pflanzenzellen enthalten, einer weiteren Aufnahme von Nahrung entbehren können. Diese Thiere werden also durch die in ihnen eingeschlossenen Algen ähnlich wie die Flechtenpilze ernährt. Enthalten sie dagegen keine Algen, so sind sie genöthigt, in gewohnter Weise sich als Thiere zu ernähren, d. h. Nahrungsstoffe durch ihre Mundöffnung aufzunehmen.

Anmerkungen zur XXIV. Vorlesung.

1) Da ich im Text vielfach genöthigt bin, auf mykologische Thatsachen hinzuweisen, die manchem Leser nicht geläufig sein dürften, so verweise ich hiermit auf die wichtigsten Werke, die man zu Rathe ziehen kann: 1) DE BARY, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten, Leipzig 1864. 2) DE BARY und WORONIN, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, I.—IV. Reihe. 3) LUERSSEN, Medicinisch-pharmaceutische Botanik oder Handbuch der systematischen Botanik, I. Band, Leipzig 1874. 4) GOEBELS neue Bearbeitung des systematischen Theiles meines Lehrbuches der Botanik, Leipzig 1882. 5) FRANK, Die Krankheiten der Pflanzen, Breslau 1880.

2) Die betreffenden Arbeiten NAEGELI's (und LOEW's) findet man in den Sitzungsber. der kgl. bayr. Akad. 1879 unter dem Titel: »Ernährung der niederen Pilze« und ebenda 1878: »Über die Fettbildung der niederen Pilze«.

3) Die erwähnte umfangreiche Abhandlung NAEGELI's: »Theorie der Gährung« erschien in den Abhandl. der kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. XIII. Abth. 2. München 1879 und ist jedem, der sich über Gährung und Fermentwirkungen unterrichten will, als eine auf diesem Gebiet neuen Grund legende Arbeit unentbehrlich.

4) ROBERT HARTIG: »Wichtige Krankheiten der Waldbäume«, Berlin 1874 und »Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelbäume und der Eiche«, Berlin 1878.

5) Über die Geschichte der Entdeckung der wahren Flechtennatur spricht sich DE BARY in seinem Vortrag: »Über die Erscheinung der Symbiose«, Straßburg 1879, pag. 17 folgendermaßen aus: »Nach ihrem (der Gonidien) constanten Vorkommen in jeder Flechte zweifelte man lange Zeit nicht im Geringsten daran, dass sie Organe dieser im übrigen pilzähnlichen Gewächse seien; ihre Ähnlichkeit mit Algen lag auch auf der Hand; die Flechten wurden daher als eine zwischen Algen und Pilzen stehende Gruppe betrachtet. Diese Anschauungen fanden eine besonders feste Begründung durch SCHWENDENER's eingehende Studien über den Bau des Flechtenthallus, aus welchen hervorzugehen schien, dass die Gonidien als kleine Zweige oder Zweigenden der chlorophyllfreien Fäden selbst entstehen. Immerhin blieb noch manches unklar; insonderheit die erste Entstehung des gonidienführenden Thallus aus den typischen Fortpflanzungsorganen, den Sporen; denn wenn man diese aussäte und die Aussaat in strenger Controlle hielt, entstanden bei der Keimung immer nur jene im Text erwähnten vergänglichen Pilzpflänzchen und kein gonidienführender Flechten-Thallus, und in seltenen Fällen, wo man solchen bei Aussaaten erhielt, war es nicht klar, woher die Gonidien gekommen waren. Auf Grund dieser und ähnlicher Bedenken sprach ich 1866 zuerst für bestimmte Flechten die (auf ausgedehnte, nicht publicirte Untersuchungen gegründete Vermuthung aus, sie möchten vielleicht aus der Vereinigung eines jedesmal bestimmten Pilzes mit einer Alge hervorgehen. Die Ausdehnung dieser Vermuthung auf alle Flechten gestatteten die damals vorliegenden, insbesondere SCHWENDENER's Untersuchungen nicht. Nachdem nun in der Folge, zumal durch FAMINTZIN's und BARANETZKI's Arbeiten, die Wahrscheinlichkeit immer mehr hervorgetreten war, dass die sogenannten Gonidien mit selbstständig vorkommenden Algen identisch seien, gelangte SCHWENDENER in Folge neuer Untersuchungen zur Aufstellung der im Text resumirten Theorie. Dieselbe beseitigte mit einem Male die oben angedeuteten bisherigen Unklarheiten und Zweifel. Es galt jedoch noch den direkten Beweis für sie zu liefern auf dem Wege der Synthese, d. h. indem man durch Vereinigung bestimmter, selbstständig wachsender Algen mit den geeigneten Pilzen einen Flechtenthallus absichtlich zu Stande kommen

ließ. Reess und Stahl haben nun gezeigt, dass dieses bei Beobachtung gewisser V sichtsmaßregeln relativ leicht gelingt.« —

Ausführlicheres über die Flechten findet man in meinem Lehrbuch, IV. Aufl pag. 319—330. — Eine ansprechende allgemeine Darstellung auch bei Reess: »Über Natur der Flechten«, Berlin, Habel. — Die genannte höchst interessante Arbeit von S ist: »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten«, Heft 2, Leipzig 1877, Feli Zu den schönsten und lehrreichsten Arbeiten gehört: »Ed. Bornet, Recherches su Gonidies des Lichens«, annales des scienc. nat. 5e série, Tome XVII, 1er cahier.

6) Brandt, Über das Zusammenleben von Thieren und Algen in den Verhandl. physiol. Ges. zu Berlin, 2. Dez. 1881.

XXV. Vorlesung.

Die Athmung der Pflanzen.

Selbsterwärmung, Phosphorescenz.

eich den Thieren müssen auch die Pflanzen in einem beständigen
ılverkehr mit der Atmosphäre stehen, den Sauerstoff derselben in
fnehmen können, um ihr Leben zu erhalten. Die chemischen Vor-
ınd molekularen Bewegungen, aus denen das Leben der Pflanzen
wie das der Thiere besteht, vollziehen sich nur solange, als der freie
off der Atmosphäre in sie eindringen kann. Wird ihnen die Zufuhr
Gases abgeschnitten, so werden die das Wachsthum bewirkenden
Bewegungen sistirt, die Strömung des Protoplasmas, in welchem
ı direktesten Ausdruck des Lebens finden, hören auf, die periodi-
ewegungen von Laubblättern und Blüthentheilen stehen still, die
rschütterung reizbaren Organe verlieren ihre Empfindlichkeit. Wird
st günstigen Vegetationsbedingungen die Sauerstoffzufuhr nur auf
Zeit unterbrochen, so behalten die Pflanzen noch ihre Lebensfähig-
e zeitweilig zum Stillstand gebrachten inneren und äußeren Bewe-
können wiederkehren, sobald dem Sauerstoff der Zutritt wieder
t wird. Dauert dagegen die Unterbrechung der Lebensbewegungen
Sauerstoffmangel längere Zeit, so finden in den Zellen zerstörende
in Folge der sogenannten intramolekularen Athmung, auf welche
Schluss zurückkomme, statt, die Lebensfähigkeit wird eher oder
ernichtet und ein zu später Zutritt von Sauerstoff ruft jene specifisch
ben eigenthümlichen Bewegungen nicht wieder zurück [1]).

se Sätze sollen nun durch Anführung der wichtigsten Thatsachen
egründet werden [2]).

s die chemischen Processe und molekularen Bewegungen, welche
hsthum der Pflanzen darstellen, nur dann stattfinden, wenn atmo-
er Sauerstoff dieselben umgiebt und im Innern der Organe sich
et, wurde zuerst durch die Untersuchungen Theodor de Saussure's
t der diesem genialen Experimentator eigenen Umsicht und Sicher-
gethan. Von den periodisch beweglichen und reizbaren Organen

aber zeigte DUTROCHET zuerst, dass die in ihren Geweben diffundirte saue stoffhaltige Luft eine Bedingung ihrer Beweglichkeit sei: auf die empfin lichen Blätter einer unter dem Recipienten der Luftpumpe stehend Mimose wirkt die Entleerung anfangs wie eine mechanische Erschütterun im Vacuum aber nehmen sie eine dauernde, jedoch starre Stellung ein; d periodischen Schwingungen unterbleiben, für Erschütterung sind sie unen pfindlich; die Empfindlichkeit und periodische Bewegung der Blätter keh aber wieder, wenn die Pflanzen später der Luft wieder ausgesetzt sin Ebenso wurden die periodisch beweglichen Blüthen von Leontodon tar xacum und Sonchus oleraceus in DUTROCHET's Vacuum unbeweglich. Nac späteren Untersuchungen von KABSCH werden die für Berührung reizbare Staubfäden von Mahonia und Berberis durch starke Luftverdünnung unte der Luftpumpe starr, sie hören auf, reizbar zu sein; ebenso die Staubfäde von Helianthemum vulgare. Bei erneutem Zutritt der Luft, d. h. ihre Sauerstoffs, tritt die Beweglichkeit dieser Organe wieder ein. Dass es sic nämlich bloß um den Sauerstoff handelt, zeigte KABSCH, indem er die ge nannten Organe in reinem Stickgas verweilen ließ; wurden sie nac 10—15 Minuten der Atmosphäre wieder ausgesetzt, so gewannen sie ihr Reizbarkeit wieder, während sie bei längerem Verweilen im Stickgas die selbe für immer verloren; ähnlich wirkte ein Aufenthalt in reinem Wasser stoffgas. Über die Unentbehrlichkeit einer sauerstoffhaltigen Atmosphär zur Erhaltung der Protoplasmaströmungen in den Zellen sowie im nackte Protoplasma der Myxomyceten publicirte KÜHNE schon 1864 eingehender Beobachtungen. Auch diese Erscheinung verschwindet nach seinen Beob achtungen bei Abschluss der atmosphärischen Luft, kehrt aber, wenn e nicht zu lange gedauert hatte, bei Zutritt gewöhnlicher Luft nach wenige Minuten zurück.

Ich habe diese Thatsachen in den Vordergrund gestellt, weil sie gan unmittelbar und ohne jeden Commentar den maßgebenden Einfluss de Sauerstoffathmung beweisen. Wie Thiere durch Entziehung des atmosphäri schen Sauerstoffes, ersticken auch die Pflanzen: ihre Funktionen stehen still und wenn die Athmung nicht zur rechten Zeit wieder eingeleitet wird, i der Stilltand ein dauernder, es erfolgt der Tod. Allerdings ist, wie wi noch sehen werden, die Athmung der Pflanzen weit weniger energisch al die der warmblütigen Thiere, wohl aber kann sie in jeder Beziehung mi der der kaltblütigen verglichen werden.

Wie die Athmung der Thiere besteht auch die der Pflanzen in ein chemischen Wechselwirkung des aufgenommenen Sauerstoffs mit den orga nischen Verbindungen des lebenden Körpers in der Art, dass schließli auf Kosten der letzteren Kohlensäure und Wasser erzeugt wird; die Bi dung des Wassers auf Kosten der organischen Substanz kann, wie wir no sehen werden, nur auf Umwegen durch chemische Analyse bewiesen we den; dagegen gehört es zu den leichtesten Experimenten auf dem Gebi

der Pflanzen-Physiologie, die Ausathmung von Kohlensäure zu beweisen. Im Allgemeinen ist die Kohlensäureausscheidung um so ausgiebiger, je energischer die Lebensthätigkeit der beobachteten Organe überhaupt ist und da diese letztere im Allgemeinen mit steigender Temperatur bis zu einem gewissen Optimum derselben, etwa 25—30° C. sich steigert, so nimmt auch die Athmung und Kohlensäurebildung in gleichem Sinne zu. Besonders sind es die mit lebhaftem Stoffverbrauch verbundenen Vorgänge des Wachsthums bei Keimpflanzen, sich entfaltenden Knospen, besonders aber auch in den Blüthen, wo die Kohlensäureausscheidung am ausgiebigsten auftritt und am sicherten beobachtet werden kann. Schwierigkeiten treten dem Beobachter, der immer genöthigt ist, bei den Athmungsvorgängen die Veränderungen der die Pflanze umgebenden Luft zu beobachten, im Grunde nur dann entgegen, wenn es sich um chlorophyllreiche Organe handelt, welche zugleich dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt sind, weil in diesem Fall durch den Assimilationsprocess Kohlensäure aufgenommen und Sauerstoff ausgeschieden wird, also ein Gaswechsel stattfindet, welcher dem der Athmung genau entgegengesetzt auf die umgebende Luft einwirkt. Trotzdem besteht kein Zweifel weder theoretisch noch in Rücksicht auf die experimentellen Ergebnisse Garreau's, dass auch die in Assimilation begriffenen chlorophyllhaltigen Organe in gewohnter Weise wie alle anderen lebensthätigen Organe beständig athmen. Dass grüne Blätter, wenn sie nicht assimiliren, also bei schwachem Licht oder im Finstern, sogar ziemlich energisch athmen, ist ebenso leicht, wie bei nicht chlorophyllhaltigen Organen zu constatiren.

Kommt es nun darauf an, zu zeigen, dass Pflanzenorgane oder ganze Pflanzen ein beschränkteres Quantum des sie umgebenden atmosphärischen Sauerstoffs in Kohlensäure verwandeln, so genügen dazu die einfachsten experimentellen Methoden. Man braucht z. B. nur ein gewöhnliches graduirtes Absorptionsrohr, in welches man eine im Beginn der Keimung befindliche Bohne, Erbse, Eichel u. dgl. eingeführt hat, mit befeuchtetem Quecksilber abzusperren, um nach einigen Tagen durch Absorption der im Rohr befindlichen Kohlensäure mit Kali sich davon zu überzeugen, dass der gesammte Sauerstoff in Kohlensäure verwandelt worden ist. Zugleich bemerkt man bei diesem einfachen Versuch, dass die mit Wasser durchtränkte Keimpflanze anfangs, solange noch Sauerstoff in dem Absorptionsrohr vorhanden ist, fortwächst, dass jedoch nach vollständigem Verbrauch desselben auch das Wachsthum aufhört.

Noch leichter kann man sich von der Kohlensäurebildung durch Athmung in folgender Art ein anschauliches Bild verschaffen: man füllt in einen etwa 2—3 Liter fassenden, mit einem gut eingeschliffenen Stopfen versehenen Glascylinder etwa 400—500 keimende Erbsen abwechselnd mit feuchtem Filtrirpapier aufgeschichtet, oder ebenso einige Hundert in Entfaltung begriffene Blüthenknospen, etwa von Kamillen oder einem Obst-

baum, oder auch in Entfaltung begriffene Blattknospen beliebiger Pflan
ein; nach sorgfältigem Verschluss des Cylinders lässt man denselben 10—
Stunden stehen. Hebt man dann den eingeschliffenen Stopfen lang
sorgfältig ab und taucht nunmehr eine an einem Draht befestigte brennen
Kerze langsam in den Cylinder ein, so erlischt die Flamme und der glühen
Docht ganz so, als ob man das Gefäß mit reiner Kohlensäure angefüllt hät
bekanntlich ist die Kohlensäure ein sehr schweres Gas, welches aus de
geöffneten Cylinder nicht ohne Weiteres ausströmt; daher dieser Erfolg d
Versuches. Ganz ebenso kann man sich von der Athmung großer, in En
wicklung begriffener Pilze, ebenso von auf Brod oder auf einer Flüssigk
wachsenden Schimmelpilzen mit Hilfe des angegebenen Verfahrens übe
zeugen. Die enorme Energie, womit wachsende Pflanzen den in ihrer Un
gebung befindlichen Sauerstoff aufsaugen und als Kohlensäure zurückgebe
tritt besonders darin hervor, dass die ganze Masse des Sauerstoffs i
einem Absorptionsrohr zur Athmung verbraucht wird, wie ohne Weiter
daraus folgt, dass die nach dem Versuch durch Kali absorbirte Kohlensäu
genau dem Volumen des ursprünglich vorhandenen Sauerstoffes entsprich
wenn nicht etwa durch die später zu beschreibende intramolekulare Ath
mung sogar ein Überschuss von Kohlensäure sich findet.



Fig. 252.

Zum Zweck genauer Stu
dien über die durch Athmun
gebildete Kohlensäure kan
man den hier abgebildete
Apparat benutzen. Die bei
den Flaschen *f* und *g* diene
als Aspirator, indem d
Wasser aus *f* nach *g* hinal
fließt, wobei natürlich di
Luft, welche rechts bei
eintritt, durch die verschie
denen Gefäße des Apparat
strömen muss. Sie wird zu
nächst in dem Gefäß *a*, wel
ches mit Kali getränkte
Bimstein enthält, von de
kleinen Menge atmosphäri
scher Kohlensäure befrei
dass dies vollständig gesche
hen ist, beweist das Klar
bleiben des Kalkwassers in der Flasche *b*. Die Luft kommt also völlig koh
lensäurefrei in den Recipienten *c*. In diesem befindet sich eine Krystallisir
schale *h* mit weitmaschigem Stramin überzogen, der die Oberfläche des i
der Krystallisirschale enthaltenen Wassers berührt. Auf dem Stramin liege

20—30 keimende Samen von Erbsen, Getreide u. dgl. oder auch in Entfaltung begriffene Knospen oder Blüthen, überhaupt geeignete lebensthätige Pflanzentheile, aus denen sich Kohlensäure durch Athmung entwickelt. Der Recipient *c* ist luftdicht auf der Glasplatte *k* befestigt. — Die nunmehr ausschließlich mit ausgeathmeter Kohlensäure beladene Luft strömt jetzt durch die beiden Flaschen *d* und *e*, in denen Kalkwasser enthalten ist; die Kohlensäure wird schon in *d* fast vollständig absorbirt, d. h. es bildet sich ein weißer Niederschlag von kohlensaurem Kalk; gewöhnlich erfolgt in der weiten Flasche *e*, wenn die Luft nur langsam durch den Apparat strömt, kaum noch ein Niederschlag von kohlensaurem Kalk. Sollte dies aber der Fall sein, so muss noch eine dritte Flasche eingeschaltet werden. Den kohlensauren Kalk sammelt man nun auf einem Filter und berechnet aus seinem Gewicht das Quantum der in den Pflanzen entwickelten Kohlensäure. Man könnte dem Apparat auch eine etwas andere Form geben, indem man sowohl die beiden Gefäße *a b* als auch die Flaschen *d e* durch einen Liebig'schen mit Kalilauge gefüllten Kugelapparat ersetzt. Hauptsache ist, dass bei diesem Apparat den Pflanzen beständig neue sauerstoffhaltige Luft zugeführt und die gebildete Kohlensäure entfernt wird, so dass die Pflanzen in einer normalen Atmosphäre athmen können und dass man zugleich in der Lage ist, die Athmungskohlensäure von Zeit zu Zeit zu bestimmen, ohne dass die Pflanzen selbst dabei zerstört werden.

Bei den sehr zahlreichen Untersuchungen über pflanzliche Athmung haben die verschiedenen Beobachter noch mancherlei anders construirte Apparate verwendet, die aber meist die eben genannten Vortheile nicht bieten und ein länger fortgesetztes normales Wachsthum der Pflanzen im Apparat nicht erlauben.

Es wäre nun für meinen Zweck viel zu weitläufig, die Versuche selbst auch nur auszugsweise mitzutheilen, wohl aber sind die aus den zahlreichen Beobachtungen gewonnenen allgemeinen Resultate anzuführen.

Was zunächst die absolute Athmungsgröße betrifft, d. h. diejenige Quantität der ausgehauchten Kohlensäure, welche von einem bestimmten Gewicht oder Volumen lebender Pflanzensubstanz ausgeathmet wird, so fand z. B. Garreau, dass 12 Knospen von Syringa vulgaris, welche bei 110° getrocknet 2 Gramm wogen, in 24 Stunden 70 Cubikcentimeter Kohlensäure aushauchten, wobei sich die Blätter während des Versuches entfalteten; — ebenso erzeugten 5 Knospen von Aesculus makrostachya, deren Trockengewicht 0,85 Gramm betrug, in 24 Stunden 45 Cubikcentimeter, wobei sich ebenfalls die Blätter entfalteten. Garreau säete ferner Samen in feinen Sand, befeuchtete ihn mit Regenwasser und brachte dann die von den Samenschalen befreiten Keimpflanzen unter den Recipienten, wo die bei 16° C. ausgehauchte Kohlensäure bestimmt wurde. Keimpflanzen von Papaver somniferum, welche später getrocknet 0,45 Gramm wogen, entwickelten in 4 Stunden 55 Cubikcentimeter Kohlensäure; ebenso Keimpflanzen von

Sinapis nigra mit einem Trockengewicht von 0,55 Gramm in 24 Stunde 32 Cubikcentimeter Kohlensäure. CHARLES LORY untersuchte phanerogam Schmarotzer: Orobanche, Lathraea und den schwach chlorophyllhaltige Humusbewohner Neottia und fand, dass dieselben zu jeder Zeit Sauersto aufnehmen und Kohlensäure aushauchen; bei 18° C. verbrauchte Orobanch Teucrii in voller Blüthe binnen 36 Stunden ihr einfaches Volumen an Sauer stoff, d. h. 4,2 Cubikcentimeter auf 1 Gramm Substanz, was einem Kohlen stoffverlust von 2,26 Milligramm entspricht.

Die Energie der Athmung, d. h. die in gegebener Zeit von einem be stimmten Gewicht oder Volumen lebender Pflanzensubstanz ausgehauchte Kohlensäure, ändert sich mit dem Entwicklungszustand, mit der Energie des Wachsthums, überhaupt mit der Energie der Lebensthätigkeit des betreffenden Pflanzentheiles. Im Beginn der Keimung von Samen und Knospen wird daher zunächst nur wenig Kohlensäure entbunden; mit fortschreitender Entwicklung steigert sich ihr Quantum, um später, wenn es im Innern der Organe an Athmungsmaterial zu fehlen beginnt, wieder abzunehmen. Es handelt sich nämlich nicht etwa bei der Athmung um die gesammte, zufällig in der Pflanze vorhandene Stoffmasse, sondern darum, wie groß diejenige Quantität derselben ist, welche soeben bei dem Wachsthum und sonstigen Lebensprocessen zur Verwendung kommt; beginnt es an solchem verwendbaren Material zu fehlen, so nimmt auch die Athmungsenergie ab.

Da nicht nur das Wachsthum, sondern alle anderen Funktionen, welche von der Athmung abhängen, mit zunehmender Temperatur bis zu dem Optimum derselben an Energie zunehmen, so steigert sich auch die unter sonst gleichen Verhältnissen ausgeathmete Kohlensäure mit zunehmender Temperatur, um bei dem Optimum derselben ihr Maximum zu erreichen.

Auch je nach der physiologischen Natur eines Organes richtet sich seine Athmungsintensität: schon SAUSSURE fand, dass die Athmung der Blüthen bei gleichem Gewicht und Volumen energischer ist, als die der grünen Blätter derselben Pflanze. Die Athmung der Blätter aber (im Finstern) überwiegt wieder die der Sprossaxen und Früchte. Um nur einige Beispiele anzuführen, fand er, dass die Blüthen von Lilium candidum in 24 Stunden das 5fache ihres Volumens, die Blätter dagegen nur das 2,5fache ihres Volumens an Sauerstoff verbrauchten, bei Passiflora serratifolia stellte sich das Verhältniss von Blüthen zu Blättern wie 18,5 zu 5,25 u. s. w. Auch die einzelnen Theile der Blüthe athmen mit verschiedener Energie: so fand SAUSSURE bei

Cucurbita Melo-Pepo

in 10 Stunden	consumirtes Sauerstoffvolumen das des Organes = 1 gesetzt.
männliche Blüthe	7,6
weibliche Blüthe	3,5
Staubfäden von ihrer Basis getrennt (Antheren)	11,7
Narben vom Ovarium getrennt	4,7

Im Allgemeinen ist bei normalen Athmungsbedingungen, bei hinreichendem Zutritt von Sauerstoff das Volumen der ausgeathmeten Kohlensäure gleich dem des eingeathmeten Sauerstoffs, wie schon SAUSSURE gefunden hat. Derselbe Forscher zeigte aber auch schon 1804, dass bei der Keimung fetthaltiger Samen diese Volumengleichheit nicht mehr besteht: das Volumen der ausgehauchten Kohlensäure ist in diesem Fall kleiner als das Volumen des aufgenommenen Sauerstoffs; ein Theil des letzteren nämlich wird nicht zur Athmung im engeren Sinn des Wortes, sondern zur Bildung von Kohlehydraten auf Kosten der vorhandenen Fette verwendet und verbleibt einstweilen als Bestandtheil des Zuckers in der Pflanze.

Es leuchtet ein, dass der in der ausgehauchten Kohlensäure enthaltene Kohlenstoff nur aus der Pflanzensubstanz selbst entstammen kann, dass also eine Verminderung des Kohlenstoffgehaltes der Pflanze durch die Athmung bewirkt werden muss. Nun ist aber dieser Kohlenstoff in Form von Kohlenhydraten, Fetten und Eiweißstoffen in der Pflanze vorhanden. Soll also ein Theil des Kohlenstoffs dieser chemischen Verbindungen in Form von Kohlensäure entweichen, so muss eine tief eingreifende Zersetzung derselben stattfinden, die wir in der Hauptsache als eine Verbrennung bezeichnen dürfen, und nach BOUSSINGAULT's Untersuchungen bleibt kein Zweifel, dass bei dieser Verbrennung, wie zu erwarten ist, aus der organischen Substanz auch Wasser gebildet wird. Der Verlust an organischer Substanz durch Athmung kann unter Umständen z. B. bei fortgesetzter Keimung im Finstern, wenn keinerlei Ersatz durch Assimilation stattfindet, soweit gehen, dass sogar mehr als die Hälfte der organischen Substanz durch Athmung zerstört wird, d. h. mit anderen Worten: die organische Substanz einer im Finstern bis zur völligen Erschöpfung gewachsenen Keimpflanze wiegt schließlich nur halb soviel oder weniger als die organische Substanz des zur Keimung verwandten Samenkornes und es ist durchaus nicht zweifelhaft, dass ganz ähnliche Verhältnisse auch bei dem Austreiben von Knospen, überhaupt beim Wachsthum ohne Assimilation stattfinden.

Aus den Untersuchungen BOUSSINGAULT's geht aber noch weiter das hochwichtige Resultat hervor, dass diese durch die Athmung bewirkte Verbrennung nur die stickstofffreien Bestandtheile der assimilirten Substanz betrifft, und da bei dem Stoffwechsel die Fette in Kohlehydrate verwandelt werden, so kann man sagen, dass nur diese letzteren bei der Athmung zu Kohlensäure und Wasser verbrennen. Dieser Schluss ist dadurch vollständig gerechtfertigt, dass selbst bei fortgesetzter Athmung und großem Substanzverlust durch die Elementaranalyse doch kein Verlust an stickstoffhaltiger assimilirter Substanz d. h. an Eiweißstoffen nachgewiesen wird. Dieses Ergebniss ist aber um so merkwürdiger, als wir alle Ursache haben, anzunehmen, dass es eigentlich die stickstoffhaltige Substanz des Protoplasmas ist, in welcher die Athmung unmittelbar stattfindet. Wie alle Lebenserscheinungen der Pflanzen wird auch die Athmung durch das Pro-

toplasma vermittelt, jedoch leitet dasselbe nur den Process ein, ohne selbst in seinem eigenen Bestand dadurch geschädigt zu werden.

Einiges Licht fällt in dieses merkwürdige Verhalten des Protoplasmas bei der Athmung durch die neueren Untersuchungen über die sogenannte intramolekulare Athmung[3]). Schon GRISCHOW hatte 1819 bemerkt, dass bei der Athmung der Pilze gelegentlich mehr Kohlensäure ausgeschieden, als Sauerstoff aufgenommen wurde; auch in meinem Laboratorium fand sich gelegentlich anderer Untersuchungen, dass Pflanzentheile verschiedener Art auch dann, wenn sie keinen Sauerstoff aufnehmen können, doch Kohlensäure ausscheiden; allgemeineres Interesse wendete sich diesen Thatsachen jedoch erst zu, als PFLÜGER 1875 an Fröschen wahrnahm, dass dieselben nicht nur längere Zeit am Leben bleiben, wenn sie in einer sauerstofffreien Atmosphäre verweilen, sondern auch Kohlensäure aushauchen. PFLÜGER schloss daraus, dass beide Bestandtheile dieses Gases aus der organischen Substanz des Frosches selbst stammen müssen, mit anderen Worten, dass die Moleküle der organischen Substanz auch ohne Zutritt von äußerem Sauerstoff eine Zersetzung in der Art erfahren, dass innerhalb dieser Moleküle selbst Kohlenstoff- und Sauerstoffatome zur Bildung von Kohlensäure zusammentreten, die dann ausgeathmet wird. Diesen Vorgang bezeichnete PFLÜGER als intramolekulare Athmung. Es konnte keinem Zweifel unterliegen, dass die von uns längst beobachtete Kohlensäureausscheidung von Pflanzen in einem sauerstofffreien Raume auf demselben Vorgang, der intramolekularen Athmung, beruhe, da ohnehin nach Allem, was wir wissen, die Athmung der Pflanzen mit der der Thiere Punkt für Punkt übereinstimmt. Nachdem ich mich schon vorher überzeugt hatte, dass Keimpflanzen, welche in einer sauerstofffreien Atmosphäre tagelang verweilend Kohlensäure ausgeschieden und aufgehört hatten, zu wachsen, sodann in Erde gepflanzt, wieder völlig auflebten und fortwuchsen, veranlasste ich 1878 Dr. WORTMANN zu einer ausführlichen Untersuchung dieser Frage in meinem Laboratorium, welche mit Geschick und Urtheil durchgeführt wurde. Seine Versuche mit Keimpflanzen, Blüthen, wachsenden Stengeln wurden zum großen Theil im TORRICELLI'schen Vacuum ausgeführt und ergaben als wichtige Resultate: 1) dass die intramolekulare Athmung in den ersten Stunden ebensoviel Kohlensäure liefert wie die Athmung unter dem Einfluss der sauerstoffhaltigen Atmosphäre; dass aber 2) die Ausgiebigkeit der intramolekularen Athmung schon nach wenigen Stunden beträchtlich sinkt, also gegenüber der normalen Athmung einen abnormen Zustand der Pflanze anzeigt. — Diese Thatsache ist, wie ich glaube, entscheidend gegen die von PFEFFER aufgestellte Ansicht, wonach die Athmung mit der Alkoholgährung zu identifiziren ist. Diese Ansicht stützt sich allerdings auch auf eine Thatsache, dass nämlich Pflanzentheile verschiedenster Art unter Abschluss von Sauerstoff außer Kohlensäureentbindung auch kleine Quantitäten Alkohol erzeugen. Allein abgesehen davon, dass diese Alkoholproduktion unter den

genannten Umständen bei höheren Pflanzen noch niemals quantitativ bestimmt worden ist, muss der Nachdruck auf die Thatsache gelegt werden, dass überall da, wo man Alkoholgährung bei Abschluss von Sauerstoff (natürlich abgesehen von den Gährungspilzen) beobachtet hat, Objekte vorlagen, welche nicht bloß 1—2 Stunden der intramolekularen Athmung unterlagen, sondern Tage und Wochen lang vom Zutritt des atmosphärischen Sauerstoffs abgeschieden waren. Nun zeigt aber WORTMANN (obwohl dieser selbst sich der PFEFFER'schen Ansicht zuneigt), dass schon nach den ersten Stunden die intramolekulare Athmung einen abnormen Zustand der Pflanze anzeigt, woraus ich den Schluss ziehe, zu welchem NAEGELI und BORODIN schon auf andere Weise gelangt sind, dass die Alkoholbildung bei Sauerstoffabschluss ein durchaus abnormer Vorgang ist, der mit der gewöhnlichen Athmung nichts zu thun hat.

Die wichtigste Thatsache, welche bei der Vergleichung der intramolekularen und der normalen Athmung niemals aus den Augen gesetzt werden darf, liegt aber darin, dass die intramolekulare Athmung nicht im Stande ist, die Kräfte zu liefern, welche zum Wachsthum und zur Beweglichkeit reizbarer Organe nöthig sind: solange der Zutritt von äußerem Sauerstoff abgeschlossen ist, sind die Pflanzen unbeweglich, starr, das Wachsthum ist sistirt, ein Punkt, auf welchen WORTMANN am Schluss seiner trefflichen Arbeit schon hingewiesen hat.

Das wahre Wesen der Athmung bleibt nun noch immer unerklärt. Jedenfalls aber steht soviel fest, dass sie eine Funktion des in Lebensthätigkeit begriffenen Protoplasmas ist. Denn wenn auch aus BOUSSINGAULT'S Untersuchungen hervorgeht, dass bei der normalen Athmung nur Kohlehydrate verbrannt werden, so geschieht dies andrerseits eben doch nur dann, wenn dieselben der Einwirkung des lebenden Protoplasmas ausgesetzt sind; und dass es nicht etwa die Eiweißstoffe sind, welche als chemische Verbindungen gedacht den Athmungsprocess unterhalten, geht ohne Weiteres daraus hervor, dass an nichtorganisirten Eiweißstoffen weder normale noch intramolekulare Athmung zu beobachten ist; nicht einmal das ruhende Protoplasma athmet: es ist vielmehr eine Eigenschaft des aktiven und in Lebensthätigkeit begriffenen Protoplasmas zu athmen oder vielleicht besser gesagt: der Athmungsprocess ist der erste und fundamentalste Ausdruck der Lebensvorgänge im Protoplasma. Was nun die intramolekulare Athmung nach den von WORTMANN festgestellten Thatsachen lehrt, ist der Satz, dass nicht der von außen eindringende Sauerstoff den ersten Anstoß zu den chemischen Vorgängen der Athmung giebt, dass vielmehr innerhalb des Protoplasmas zunächst und primär eine Zersetzung des Eiweißmoleküles stattfindet, welche mit Kohlensäurebildung endigt; dass aber durch den von außen her zutretenden Sauerstoff eine restitutio in integrum stattfindet, wobei Kohlehydrat, zunächst Zucker, verbraucht wird.

Übrigens sind dies nur vorläufige Versuche, einen Einblick in den Vor-

gang der Athmung zu gewinnen. Es werden sicherlich noch zahlreiche und weitschweifige Untersuchungen nöthig sein, bis wir in dieser Sache zu voller Klarheit gelangen.

Wenn bisher als Ausdruck der Athmungsthätigkeit die Entbindung von Kohlensäure und, wie wir nach BOUSSINGAULT's Untersuchungen anzunehmen berechtigt sind, die Bildung von Wasser aus der organischen Substanz in den Vordergrund gestellt wurde, so sollte damit nur das Endresultat des Vorganges bezeichnet sein. Dass außerdem in der athmenden Pflanze eine lange Reihe von chemischen Processen erst durch die Athmung hervorgerufen wird, auf denen dann schließlich der ganze Lebensprocess beruht, darüber kann überhaupt kein Zweifel obwalten. Als die am deutlichsten erkennbaren Zeichen der mit der normalen Athmung verbundenen Oxydationsvorgänge dürfen wir vielleicht die Bildung sauerstoffreicher Säuren mit dem Beginn der Keimung und ebenso in austreibenden Knospen betrachten, und dass diese sauerstoffreichen Säuren, welche ganz offenbar auf Kosten der Kohlehydrate und Fette entstehen, ihrerseits wichtige Momente im Complex der Lebensvorgänge darstellen, darf schon aus der Allgemeinheit ihres Vorkommens geschlossen werden und zudem ist der Gedanke von HUGO DE VRIES kaum von der Hand zu weisen, dass die Pflanzensäuren bei der Turgescenz der Zellen und in Folge dessen auch bei dem Wachsthum eine große Rolle spielen. Andrerseits ist es eine direkte oder indirekte Folge des Athmungsprocesses, dass bei der Keimung und dem Wachsthum der Knospen auch sehr sauerstoffarme, sogar sauerstofffreie Verbindungen durch Spaltung der Kohlehydrate und Fette entstehen, denn nur bei normaler Athmung und dem dadurch veranlassten Wachsthum bilden sich Harze und ätherische Öle. Es liegt nichts Absonderliches in der Ansicht, dass durch einen Oxydationsvorgang, und die Athmung ist ein sehr intensiver Oxydationsprocess, neben sauerstoffreichen auch sauerstoffarme Verbindungen entstehen, aber freilich werden erst weitere Untersuchungen die Einzelheiten in diesen Vorgängen aufzuklären haben.

Es könnte wie eine Absurdität erscheinen, dass die Pflanzen, welche durch ihre chlorophyllhaltigen Organe Kohlensäure zersetzen, um daraus kohlenstoffhaltige Pflanzensubstanz zu erzeugen, doch andrerseits wieder in ihrem gesammten Lebensprocess kohlenstoffhaltige Substanz durch Athmung zerstören und so einen Verlust des von ihnen selbst angesammelten Kapitales bewirken. Diese Überlegung mag es gewesen sein, welche einen so scharfsinnigen Kopf wie JUSTUS V. LIEBIG zu dem völlig ungerechtfertigten Ausspruch bewog, dass bei den Pflanzen überhaupt keine Athmung stattfinde. Allein schon das im Eingang dieser Vorlesung Gesagte führt uns gegenüber dieser auf bloßer Verblüffung beruhenden Überlegung auf den richtigen Weg. Es kommt ja nicht nur darauf an, durch Assimilation eine Masse von organischer Pflanzensubstanz anzuhäufen, vielmehr soll dieser Gewinn an Substanz ja eben nur dazu dienen, die Lebensprocesse in Gang zu setzen:

ie Stärke, Fette und Eiweißstoffe sind freilich Assimilationsprodukte, aber
ı und für sich ein träges Material, geradeso wie Bausteine und Mörtel bloß
as Material zum Bau eines Hauses darstellen: damit dieses in Bewegung
setzt werde, damit der Bau wirklich zu Stande kommt, sind bewegende
räfte nöthig und diese liefert im Organismus die Athmung. Der Substanz-
rlust, der durch die Athmung nebenbei erzeugt wird, hat den Zweck,
echanische Kräfte zu entwickeln, durch welche die Atome und Moleküle
r übrigen Substanz in diejenigen Bewegungen versetzt werden, aus
nen das Wachsthum und die sonstigen Funktionen der lebenden Pflanze
sultiren. Mit einem Wort: die Athmung ist die Kraftquelle, aus der alle
benserscheinungen ihre lebendigen Kräfte schöpfen, während die Assimi-
tion in den chlorophyllhaltigen Organen die Stoffe liefert, die später zum
veck des Lebens in Bewegung gesetzt werden sollen. Dies ist ganz allge-
ein ausgesprochen die physiologische Bedeutung und der Zweck der Ath-
ung, der durch einen relativ kleinen Substanzverlust sicherlich nicht zu
euer erkauft ist.

Bei der Athmung wird, wie wir gesehen haben, auf Kosten der organi-
hen Substanz Kohlensäure und Wasser erzeugt. Dieser Process ist einem
lgemeinen Naturgesetz entsprechend mit Wärmebildung verbunden: wie
ei jeder anderen Verbrennung von Kohlenstoff und Wasserstoff zu Kohlen-
ure und Wasser muss auch bei der Athmung ein bestimmtes Quantum
n Wärmebewegung erzeugt werden, wenn auch nicht genau dasselbe
uantum, wie wenn Kohlenstoff und Wasserstoff im elementaren Zustand
it Sauerstoff verbrennen; denn ein Theil der wärmeerzeugenden Kraft
ird in unserem Fall dadurch vernichtet, dass der Kohlenstoff und Wasser-
off aus ihren molekularen Verbindungen erst losgerissen werden müssen.
denfalls steht soviel fest, dass durch die Athmung in der Pflanze Wärme-
ewegung erzeugt wird, geradeso wie die Eigenwärme der Thiere durch
thmung entsteht. Während diese Betrachtung auf allgemeinen Natur-
esetzen beruht, könnte es wie eine Paradoxie erscheinen, dass die athmen-
en Pflanzen entweder nur die Temperatur ihrer Umgebung haben oder
enn sie in der Luft sich befinden, sogar häufig kälter als diese sind. Bei
äherer Überlegung erscheint dieses Resultat jedoch ganz natürlich, denn
ie Temperatur eines Körpers hängt nicht nur von der in ihm entwickelten
ärme, sondern ebensosehr von den Ursachen ab, welche diese Wärme
tführen, also abkühlend wirken. Von besonderen Fällen abgesehen sind
un bei den Pflanzen gerade die abkühlenden Wirkungen besonders aus-
big, weil bei relativ geringer Masse sehr große Oberflächen den Wärme-
stausch mit der Umgebung erleichtern. Bei untergetauchten Wasser-
anzen und bei unterirdischen Organen wird durch das massenhafte um-
bende Medium jede durch Athmung entstandene Temperaturerhöhung
r leicht vollständig ausgeglichen, so dass derartige Pflanzentheile eben
die Temperatur des umgebenden Mediums zeigen können. Blätter und

dünnere Sprossaxen, welche sich in freier Luft befinden, sind aber noc
mehr als jene der Abkühlung ausgesetzt. Sie verlieren nicht nur durc
Wärmestrahlung, sondern auch durch Wärmeabsorption bei der Dampfbil
dung des Wassers so beträchtliche Wärmemengen, dass sie für gewöhnlic
kälter sind als die umgebende Luft; in klaren Nächten kann durch Aus
strahlung die Temperatur der Blätter selbst um mehrere Grade unter di
der Luft sinken und wenn die letztere z. B. 2—3° über Null beträgt, so
können jene 3—4° unter Null abgekühlt werden, wobei der Wasserdampf
der umgebenden Luft sich in Form von Eiskrystallen (Reif) auf den Pflanzen
niederschlägt. Andrerseits können bei starkem Sonnenschein die Blätter
auch wärmer werden als die umgebende Luft, was dann natürlich auch
nicht von der Athmung herrührt. Bei Beobachtungen der Temperatur des
Holzes der Bäume haben frühere Beobachter sich verwirren lassen; sie fanden nämlich, dass in der Nacht die Temperatur des Holzes höher ist als die
der umgebenden Luft, was manche für eine Äußerung der Selbsterwärmung
hielten, obgleich, wie spätere genauere Beobachtungen zeigten, diese Erscheinung ebenso wie die entgegengesetzte Temperaturdifferenz am Tage
eben nur auf der langsamen Wärmeleitung des Holzes beruht; in der That
wäre auch der Holzkörper eines Baumes das allerungeeignetste Material,
um Selbsterwärmung von Pflanzen zu beobachten, da im Holz, abgesehen
von dem relativ geringen Quantum der Holzparenchymzellen, Athmung und
folglich auch Selbsterwärmung nicht stattfindet.

Gelingt es jedoch, die Abkühlung d. h. die Entführung der Athmungs-Wärme zu verhindern, so kann man an Pflanzentheilen der verschiedensten
Art mit Hilfe geeigneter thermometrischer Beobachtungen Temperaturerhöhungen leicht nachweisen. Die älteste in dieser Beziehung bekannte
Thatsache ist die oft sehr starke Temperaturerhöhung der keimenden Gerste
bei der Malzbereitung; hier sind die athmenden Keimpflanzen in großer Masse
zusammengehäuft und vor starker Abkühlung geschützt. Auf demselben
Princip beruhen Göpperts 1832 gemachte Versuche mit verschiedenen anderen
Samen, Zwiebeln und Knollen, welche in größerer Masse zusammengehäuft
Temperaturerhöhungen von mehreren Graden ergaben, wobei jedoch namhafte Fehlerquellen nicht ausgeschlossen waren. Offenbar kommt es nicht
bloß darauf an, größere Massen keimender Samen, Zwiebeln und Knollen in
der Umgebung eines Thermometers anzuhäufen, es ist vielmehr auch nöthig,
der atmosphärischen Luft dabei Zutritt zu verschaffen, damit die Athmung
fortschreiten kann. Dies geschieht in genügendem Grade durch den hier
abgebildeten einfachen Apparat. Die Flasche *f* enthält eine starke Kalioder Natronlösung *l*, welche die bei der Athmung entbundene Kohlensäure
absorbirt. In der Öffnung der Flasche steckt ein Trichter *r*, in welchem
keimende Samen oder Blüthenknospen in größerer Zahl enthalten sind.
Die Glasglocke *g* hat den Zweck, die Wärmeausstrahlung zu hindern, ohne
jedoch den Zutritt der atmosphärischen Luft auszuschließen. Diese kann

ır ebensogut am unteren Rande der Glocke wie durch den Baum-ıausch *w* eintreten, durch letzteren ist ein Thermometer *t* so einge-ass seine Kugel zwischen den ıen Pflanzen steckt. Zur Be-ng müssen zwei derartige ‹e mit vorher verglichenen metern dicht neben einander ner aufgestellt werden; bei weiten Apparat wird der · *r* statt mit Pflanzentheilen nit feuchtem Filtrirpapier angefüllt, um ähnliche Ver-ıgs- und Ausstrahlungsver-e herzustellen. Um die Ver-ıg noch zu mäßigen, legt man Trichter *r* einen halbirten kel, durch dessen centrales s Thermometer hindurchgeht. ıarate müssen ebenso wie die nden Pflanzentheile schon Stunden vor dem Anfang suches der Temperatur des ıtungsraumes ausgesetzt ge-ein.

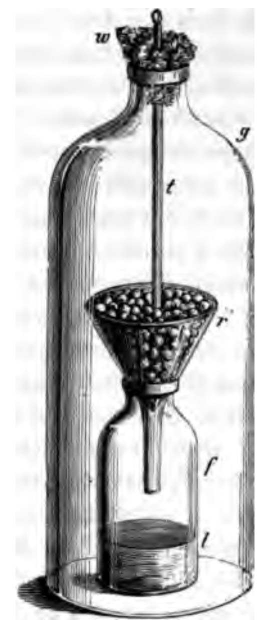


Fig. 253. Apparat zur Beobachtung der Selbsterwärmung keimender Samen und der Blüthen.

dieser Einrichtung gelang es mir, bei günstiger Vegetationstempe-ı 100—200 keimenden Erbsen eine Selbsterwärmung von 1,5°C. zu ıten, während die Wurzeln derselben fortwuchsen; die Antheren einer lüthe erwärmten ein ziemlich großes Thermometer, dessen Kugel an einer Seite berührten, um 0,8° C.; ein einzelner Blüthenkopf von lon acanthium ergab eine Selbsterwärmung bis zu 0,72°C.; die ıen einer einzelnen Blüthe von Nymphaea stellata erhöhten die es Thermometers um 0,6°C.; zahlreiche Blüthenknospen von An-ırysoloica, um die Thermometerkugel gehäuft, erwärmten sich bei faltung um 1,6°C. — An großen, in lebhafter Entwicklung begrif-ilzen genügt es, ein Thermometer in ihre Substanz einzuschieben, ıperaturerhöhung zu beobachten.

derartigen Beobachtungen kann übrigens auch der weiter oben ab-e Athmungsapparat, Fig. 252 benutzt werden, wenn man in die ; ein Thermometer so einschiebt, dass seine Kugel zwischen die len Pflanzen zu liegen kommt.

ıs die Selbsterwärmung der Pflanzen eine Folge der Athmung , schon Theodor de Saussure 1822 ausgesprochen, obgleich seine thermometrischen Beobachtungen an Blüthen keine ganz genü-

genden Ergebnisse lieferten, weil sie in freier Luft vorgenomm wurden.

Am leichtesten und deutlichsten ist die Selbsterwärmung an d Blüthenkolben der Aroideen zu beobachten: hier hat die Natur selbst ei große Zahl sehr kräftig athmender Blüthen auf einen engen Raum zusan mengehäuft. Die Erwärmung derartiger, zumal großer Blüthenkolben be trägt 4—5, 10—12 selbst 15 und mehr Grade Cels. und kann daher auc ohne Thermometer durch das Gefühl wahrgenommen werden. An diese ungemein günstigen Objekten haben schon ältere Beobachter genauer Studien über die Beziehung der Sauerstoffathmung zur Wärmebildung ge macht: die genauesten verdanken wir dem um die Lehre von der Athmun so verdienten GARREAU. Er fand z. B. bei dem Blüthenkolben von Aru Italicum eine Selbsterwärmung von 3,2°C., wobei in einer Stunde vo 1 Gramm der Substanz 11,1 Cubikcentimeter Sauerstoff verathmet wurd Derselbe Kolben ergab eine Selbsterwärmung von 8,3°C., indem währe einer Stunde 1 Gramm des Kolbens 28,5 Cubikcentimeter Sauerstoff ver brauchte, d. h. in Kohlensäure verwandelte. Jedenfalls zeigen diese Bei spiele, dass die Athmung unter Umständen bei Pflanzen eine Intensität er reichen kann, welche sich mit der warmblütiger Thiere vergleichen lässt.

An großen einzelnen Blüthen, wie denen von Victoria regia, ebens wie an den Blüthenkolben der Aroideen findet man während der Zeit de Selbsterwärmung erst eine Zunahme der Temperaturerhöhung bis zu eine Maximum, worauf Abnahme der Selbsterwärmung folgt, dies offenbar i Folge der fortschreitenden Entwicklung; außerdem geben die Beobachte auch periodische Schwankungen der Selbsterwärmung an, deren wahr Natur jedoch noch nicht aufgeklärt ist.

Da die Athmung wie jeder andere Lebensprocess mit zunehmende Temperatur bis zu einem Optimum derselben an Intensität gewinnt, s folgt, dass auch die Selbsterwärmung bei höheren, aber günstigen Tempe raturgraden der umgebenden Luft eine intensivere sein muss, als bei nie derer Lufttemperatur, und bei so niederer Temperatur der Umgebung, be welcher Wachsthum und Athmung überhaupt nicht stattfindet, ist selbst verständlich auch keine Selbsterwärmung zu erwarten; diese theoretische Folgerungen finden ihre Bestätigung in den vorliegenden Beobachtungen.

Schwieriger als in den bisher beobachteten Fällen ist die Beobachtun der Temperaturerhöhung durch Athmung bei grünen Sprossen. DUTROCHET wendete 1840 zu diesem Zweck eine thermoelektrische Vorrichtung vo großer Empfindlichkeit an, durch welche es ihm gelang, Temperaturüber schüsse von 1 Zehntel und 1 Hundertel Graden im Innern einzelner wach sender Sprosse nachzuweisen; die höchsten Werthe fand er immer in den sich entfaltenden Knospen, wie ohnehin zu erwarten ist.

Für die streng wissenschaftliche Forschung haben indessen alle diese Temperaturbeobachtungen, die ich nur zur Bestätigung der theoretischen

Folgerung angeführt habe, verhältnissmäßig geringen Werth: viel wichtiger wäre die Bestimmung der in Calorien ausgedrückten Wärmequantitäten, welche bei der Verathmung von einem bekannten Volumen Sauerstoff erzeugt werden.

Die Wärmeerzeugung ist, wie schon gesagt, eine ganz allgemeine und nothwendige Folge der Athmung. In seltenen Fällen jedoch findet auch ichterzeugung oder **Phosphorescenz** statt. Indem ich hier von zahlreichen, höchst zweifelhaften Angaben absehe, beschränke ich mich darauf, inige von guten Beobachtern constatirte Fälle von leuchtenden Pilzen anzuführen, wobei es wesentlich nur darauf ankommt, zu zeigen, dass die hosphorescenz eine Folge der Athmung lebender Pflanzen sein kann. ängst bekannt ist in dieser Beziehung das Leuchten der Rhizomorphen, elche bekanntlich das Mycelium eines baumtödtenden Hutpilzes (Agaricus elleus) darstellen. Tulasne nennt als selbstleuchtende Pilze den Agaricus neus von Amboina, noctilucens von Manilla, A. Gardneri in Brasilien. Die ste Untersuchung über das Selbstleuchten derartiger Pilze lieferte Fabre 855 an dem Agaricus olearius. Dieser goldgelb gefärbte Pilz wächst in der unzen Provence im October und November am Fuß der Ölbäume; nach ulle und Fabre leuchtet nur sein Hymenium, nicht aber die weißen poren: nach Tulasne leuchtet in vielen Fällen auch der Stiel, wenigstens ellenweise; selbst das Innere des Pilzes soll nach Letzterem Licht entickeln, was Fabre, der bei minder hoher Lufttemperatur beobachtete, icht finden konnte. Übereinstimmend aber geben die genannten Beobhter an, dass der Pilz nur während seiner Vegetation leuchtet, dass die rscheinung mit seinem Tode aufhört; auch sehr junge Exemplare leuchten hon lebhaft und sie behalten diese Eigenschaft, solange sie leben. Fabre nnt das Licht ein ruhiges, weißes, gleichartiges Leuchten, welches dem s in Öl gelösten Phosphors ähnlich sei. Seine Beobachtungen wurden im ovember bei 10—12° C. gemacht; er stellte zuerst fest, dass der Pilz benso am Tage, wie in der Nacht leuchtet, was Schmitz für die Rhizoorphen schon erwiesen hatte. Eine vorausgehende Insolation hat keinen erklichen Einfluss auf das nachfolgende Leuchten im Finstern, ebenso erheint der Feuchtigkeitsgrad der Luft ohne wahrnehmbare Wirkung; der lz leuchtet bei Regenwetter und in trockener Zeit, er leuchtet ebenso ark in dampfgesättigter Luft; wird er aber bis zum Absterben ausgeocknet, so hört das Leuchten auf, was bei den Rhizomorphen nach Tulasne hon vorher geschieht. Bei Temperaturen unterhalb + 4° oder + 3° C. vert sich die Phosphorescenz sehr schnell, sie tritt dann aber bei höherer Luftnperatur wieder hervor; das Maximum des Leuchtens erfolgt schon bei -10° C. und wird durch weitere Erwärmung nicht gesteigert. In warmes sser eingetaucht behält der Pilz sein Licht, sobald aber die Temperatur 50° C. steigt, verschwindet die Fähigkeit zu leuchten für immer, der ist alsdann getödtet. — In lufthaltigem Wasser ist die Phosphorescenz

ebenso stark wie in der Luft, wird aber ein leuchtender Pilz in ausg
kochtes Wasser getaucht, so hört das Leuchten fast augenblicklich auf,
tritt indessen sofort wieder ein, wenn der Pilz herausgezogen und an d
Luft gebracht wird. — Die Phosphorescenz erlischt im Vacuum, Wassersto
gas und in Kohlensäure sogleich und vollständig. Nach mehrstündigem Ve
weilen im Vacuum oder in diesen Gasen wieder in Luft gebracht, gewin
der Pilz sein Licht sogleich wieder; ein längerer Aufenthalt in Kohlensäur
schadet ihm aber. In reinem Sauerstoffgas wird das Leuchten nicht leb-
hafter, dagegen wird es nach 36 Stunden in diesem Gase geschwächt. De
wichtigste von FABRE gefundene Satz ist der, dass der Agaricus olearius i
seinem phosphorescirenden Zustand viel mehr Kohlensäure bildet, als wen
er nicht leuchtet: der Hut sammt Lamellen in reinem Sauerstoff bei 12°C
gab binnen 36 Stunden für ein Gramm seines Gewichtes 4,41 Cubikcenti-
meter Kohlensäure; ein Gramm nicht leuchtender Substanz lieferte nu
2,88 Cubikcentimeter Kohlensäure. Als er dagegen ein leuchtendes Stüc
Pilz bei einer niederen Temperatur, wo das Leuchten aufhört, ebenso be-
handelte, gab dasselbe für 1 Gramm seiner Substanz in 44 Stunden nu
2,64 Cubikcentimeter Kohlensäure, ein anderes überhaupt nicht leuchtende
Stück 2,57 Cubikcentimeter. Demnach hatte die des Leuchtens fähige Sub-
stanz, als sie daran verhindert wurde, nur ebensoviel Kohlensäure ausge-
athmet, wie die überhaupt nicht leuchtende Substanz.

FABRE schließt seine Arbeit mit der Bemerkung, die Phosphorescenz is
die Wirkung der Respirationsthätigkeit des Pilzes und hängt von derselbe
Ursache ab, wie die Selbsterwärmung zur Zeit des Blühens bei gewisse
Theilen der Phanerogamen, besonders der Aroideen. Jedenfalls ist aber an
zuerkennen, dass ganz besondere Einrichtungen vorhanden sein müsse
welche bei dem Pilz das Leuchten als eine Folge der Athmung auftrete
lassen, denn die Blüthen der Aroideen, selbst die von Cucurbita, bilden ve
hältnissmäßig weit größere Mengen Kohlensäure und erwärmen sich oh
zu leuchten. Die Sauerstoffaufnahme ist offenbar nur eine von den ve
schiedenen Ursachen, deren Zusammenwirken das Leuchten hervorbringt

Anmerkungen zur XXV. Vorlesung.

1) Von Ingenhouss und Theodor de Saussure waren die wesentlichsten Thatsachen der pflanzlichen Athmung und ihre Ähnlichkeit mit der thierischen schon vor dem Beginn unseres Jahrhunderts klar erkannt. Auch wurde die Theorie später durch Dutrochet, Grischow, Meyen u. a. weiter ausgebaut. Allein durch einen in jeder Beziehung ungerechtfertigten Ausspruch Liebig's, der die Athmung der Pflanzen aus der Pflanzenphysiologie wegstrich, war seit dem Beginn der 40er Jahre wenigstens in Deutschland die Athmung der Pflanzen geradezu in Vergessenheit gerathen und dementsprechend auch die Allgemeinheit der Wärmebildung in lebenden Pflanzen scheinbar beseitigt. Die äußerste Verwirrung der Begriffe wurde zugleich trotz der genialen Arbeiten Saussures dadurch angerichtet, dass man sich durch eine kaum glaubliche Gedankenlosigkeit und Trägheit daran gewöhnt hatte, von einer doppelten Athmung der Pflanzen zu reden: von einer sogenannten Tagesathmung, womit man die Assimilation meinte, und einer sogenannten Nachtathmung, worunter man die Kohlensäureausscheidung, welche bei der echten Athmung stattfindet, verstand. Trotz vortrefflicher Arbeiten Boussingault's und der von Garreau wiederholt geltend gemachten richtigen Auffassung des Unterschiedes von Assimilation und Athmung blieb es dennoch bei dieser Verwirrung. Erst durch die sehr ausführliche Zusammenstellung der gesammten bis 1865 erschienenen Literatur und Hervorhebung des radikalen Unterschiedes zwischen Assimilation und Athmung, welche ich in meinem Handbuch der Exp.-Phys. darstellte, brach sich endlich wieder die seit 25 Jahren verloren gegangene richtige Auffassung der pflanzlichen Athmung Bahn. — Zahlreiche speciellere Untersuchungen sind seitdem erschienen, ohne jedoch an der Sache selbst wesentlich zu ändern, nur die sogenannte intramolekulare Athmung, die ebenfalls bei den Pflanzen so wie bei den Thieren verläuft, kann als ein wesentlicher Zuwachs zu den längst bekannten Thatsachen gelten.

2) Das hier im Text folgende ist im Wesentlichen ein kurzer Auszug aus dem Kapitel: Die Athmung der Pflanzen, Wärmebildung und Phosphorescenz, in meiner Exp.-Phys. 1865 pag. 263—304. Die neuere Literatur ist in Pfeffer's Pfl.-Phys. zusammengestellt. — Von neueren Arbeiten sind besonders hervorzuheben: Borodin, Sur la respiration des Plantes, Florence 1875« und »Untersuchungen über die Pflanzenathmung«. Mémoires de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg. VIIe Série, Tome XXVII, Nr. 4, 1881.

3) Über intramolekulare Athmung vgl. Pfeffer, Das Wesen und die Bedeutung der Athmung in der Pflanze, Landwirth. Jahrb., Berlin 1878. — Julius Wortmann, Über die Beziehungen der intramolekularen zur normalen Athmung der Pflanzen in den Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg 1879, II. Bd. pag. 500. — Eriksson, Über Wärmebildung durch intramolekulare Athmung in den Untersuchungen aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Leipzig 1881.

VIERTE REIHE.

DAS WACHSTHUM.

XXVI. Vorlesung.

Räumliche und zeitliche Vertheilung der Wachsthumszustände.

Mit dem Beginn einer jeden neuen Vegetationsperiode treten aus den Knospen der Bäume, der unterirdischen Rhizome, Zwiebeln und Knollen neue Laubsprosse, häufig auch Blüthenstengel hervor: in verhältnissmäßig kurzer Zeit bedecken sich die vorher kahlen Bäume mit grünem Laub, die Wiesen, Gärten und Felder mit blühenden Pflanzen. Die Pflanzensubstanz, welche neben sehr vielem Wasser zu diesem raschen Wachsthum den Baustoff liefert, ist in der vorausgehenden Vegetationsperiode durch Assimilation erzeugt und in Form von Reservestoffen in den überwinternden Organen der Pflanzen angesammelt worden, um jetzt zum Wachsthum verbraucht zu werden.

Aber auch die Organe selbst, die belaubten und blüthentragenden Sprosse, welche in den ersten warmen Tagen des Frühjahrs zum Vorschein kommen, sind schon im vorhergehenden Sommer und Herbst entstanden, jedoch bei geringer, zum Theil selbst mikroskopischer Größe vor ihrer weiteren Entwicklung in einen Ruhezustand übergegangen, aus welchem sie mit dem Beginn der neuen Vegetationsperiode wieder erwachen, mit einem Wort: die Organe selbst in einem unentwickelten embryonalen Zustande haben ebenso wie die Stoffe, welche zu ihrem weiteren Wachsthum nöthig sind, überwintert. Ebenso ist es bei den Samenkörnern, welche neben den entwicklungsfähigen jungen Organen des Embryos auch die Nährstoffe für deren erstes Wachsthum enthalten. — Sind nun im Frühjahr auf Kosten der überwinterten Reservestoffe die neuen Keimtriebe, Laubsprosse und Blüthenstengel entstanden, ist ein weitverzweigtes Wurzelsystem in der Erde entwickelt, so beginnt dann von Neuem die Assimilation, die Bildung neuer Pflanzensubstanz und je nach der Natur der Pflanze wird dieselbe alsbald wieder zur Bildung neuer Organe benutzt oder in den Reservestoffbehältern für das nächste Jahr niedergelegt oder beide Vorgänge combiniren sich in verschiedenster Weise.

Es ist leicht, aus diesen sich unmittelbar darbietenden Wahrnehmunge den Schluss zu ziehen, dass Ernährung und Wachsthum weder zeitlich noc räumlich zusammenzufallen brauchen: die Ernährung, d. h. die Erzeugun der Pflanzensubstanz, findet im Allgemeinen am kräftigsten zu der Zeit stat wo das Wachsthum der Organe in der Hauptsache schon stattgefunden h und mit dem Beginn einer neuen Vegetationsperiode finden wir die lebha testen Wachsthumsvorgänge, ohne dass gleichzeitig Ernährung stattfän Vielleicht noch deutlicher lässt sich dieser Satz demonstriren, wenn m mit Wasser reichlich durchsogene Samen, Knollen, Zwiebeln einfach feuchter Luft liegen lässt oder aufhängt, wo dann die Keimsprosse u Wurzeln ohne Aufnahme von Nahrungsstoffen mit Hilfe jedoch des eingeathmeten Sauerstoffes und der durch die Umgebung gelieferten Wärmebewegung hervortreten und bis zu einem gewissen Grade wachsen. Wachsthum und Ernährung fällt also keineswegs zusammen; nur das ist als selbstverständlich festzuhalten, dass Wachsthum nur dann stattfinden kann, wenn Baustoff, organisationsfähige Pflanzensubstanz schon vorhanden ist. Es folgt aus diesem Satz, dass man aus dem Stattfinden des Wachsthums niemals ohne Weiteres auf ein gleichzeitiges Stattfinden von Ernährung schließen darf und dass ebenso aus dem Stattfinden der Ernährung noch keineswegs auf ein gleichzeitiges Wachsthum von Pflanzenorganen zu schließen ist: am deutlichsten tritt dies an den Assimilationsorganen, den grünen Blättern selbst hervor, deren Ernährungsthätigkeit erst dann in vollen Gang geräth, wenn sie selbst völlig ausgewachsen sind.

Beobachtet man nun das Wachsthum eines einzelnen Blattes, eines Sprosses, einer Blüthe, oder sonst eines Organes von seiner ersten Entstehung an bis zu dem Moment, wo es fertig ausgebildet ist, was man gewöhnlich die Entwicklungsgeschichte nennt, so bemerkt man, dass dabei zwei Momente hervortreten: einerseits nämlich wird das Volumen größer und größer, bis es endlich eine definitive Größe beibehält und nicht mehr zunimmt, andrerseits wird die anfangs nur in ihren, man möchte sagen, plumpesten Umrissen skizzirte Form des betreffenden Organes während der Volumenzunahme weiter ausgebildet, feiner ausgearbeitet, bis endlich die definitive Gestalt desselben fertig dasteht. Das Wachsthum ist also eine mit Gestaltveränderung innig verknüpfte Volumenzunahme.

Es trägt vielleicht zur Klärung der Begriffe bei, wenn wir das so definirte Wachsthum der Pflanzen einerseits mit dem der Krystalle, andrerseits mit dem der Thiere vergleichen.

Auch bei den Krystallen sind nämlich zwei Momente des Wachsthums zu unterscheiden: die Volumenzunahme und die gestaltenden Kräfte; aus gelöster oder in geschmolzenem oder selbst gasförmigem Zustand befindlicher Materie bilden sich kaum sichtbare, kleine Krystalle, die nun heranwachsen. Allein bei ihrem Wachsthum bleibt die gleich anfangs gegebene

›ometrische Form während des Wachsthums dieselbe und die Volumen-
ınahme ist nicht wie bei den Pflanzen und Thieren eine specifisch be-
enzte: unter günstigen Umständen kann ein Krystall immer weiter und
eiter wachsen, er ist niemals wie ein Organ »ausgewachsen«. Zudem ist
ıch die Art des Wachsthums eine wesentlich andere: zuerst nämlich ent-
›ht ein Krystall aus formloser, flüssiger Substanz und wächst dann durch
ılagerung neuer unsichtbarer kleiner Theilchen an seinen Oberflächen,
ıgegen entsteht ein Pflanzenkörper niemals direkt aus einer Flüssigkeit,
ındern immer als Theil eines schon gestalteten, vorhandenen Pflanzen-
ganes oder wenn man es so ausdrücken will: alle Krystalle entstehen
urch Urzeugung (generatio spontanea), was bei Organismen niemals vor-
ommt. Die krystallisablen Substanzen können ihre Form völlig durch
ösung oder Schmelzung oder Verdampfung aufgeben und unter geeigneten
ußeren Bedingungen wieder annehmen: die Organismen dagegen
aben eine ununterbrochene Continuität ihres Daseins: die
ubstanz einer Pflanze oder eines Thieres in einen formlosen Zustand auf-
elöst, nimmt niemals wieder die organisirte Form an, diese letztere geht
ederzeit aus einer schon vorhandenen organisirten Substanz hervor.

Auch bezüglich der Volumenzunahme besteht zwischen Organen und
rystallen ein fundamentaler Unterschied darin, dass die Vergrößerung
ines Krystalles durch Auflagerung neuer Substanz an seinen Oberflächen
tattfindet, während die zum Wachsthum der Organe dienende plastische
ubstanz im Innern derselben vorhanden ist und von anderen Organen her
ınerlich zugeführt wird: die Organe wachsen nicht wie die Krystalle durch
pposition, sondern durch Einlagerung, Intussusception; ihr Wachsthum ist
ine von innen her wirkende Ausdehnung.

Trotzdem haben wir Ursache anzunehmen, dass abgesehen von allen
ußerlichkeiten im tiefsten Grund der Sache selbst das Wachsthum der
flanzenorgane, nämlich ihrer elementaren Gebilde, der Zellhäute, des Pro-
›plasmas und der Kerne, auf Kräften beruht, welche mit den Krystallisa-
onskräften im Wesentlichen übereinstimmen, nur dass hier durch die
ufuhr der gestaltungsfähigen Substanz von innen her schwer begreifliche
omplikationen gegeben sind. Wenn die hier angedeutete Vergleichung
berhaupt zutrifft, so wird man sagen müssen, dass nur die kleinsten Theil-
hen einer Zellhaut, des Protoplasmas oder Zellkernes (Naegeli's Micelle)
ach Art von Krystallen wachsen: also nicht die äußere Form ganzer Pflan-
›norgane, sondern die unsichtbare Struktur ihrer Elementargebilde würde
ch auf Krystallisationskräfte unmittelbar zurückführen lassen. Naegeli
ıt es unternommen, in einer langen Reihe bedeutender Untersuchungen
iesen seinen Gedanken weiter zu verfolgen und zu klären. Seine Theorie
›s Wachsthums durch Intussusception bezieht sich also zunächst auf die
age, wie die kleinsten unsichtbaren Elemente organisirter Pflanzentheile
achsen. Es leuchtet aber ein, dass nur der mit allen Einzelnheiten der

inneren und äußeren Struktur der Pflanzenorgane Vertraute im Stande sei kann, sich in die hier auftauchenden Fragen zu versenken. Auch ist di Theorie der Intussusception noch keineswegs zu demjenigen Grade de Klarheit gediehen, dass es möglich wäre, das Wachsthum von Pflanzen organen, von Blättern, Wurzeln u.s.w. mit durchsichtiger Klarheit dara abzuleiten; ich verzichte daher im Interesse des Lesers darauf, auch n einen Versuch in dieser Richtung zu machen, in der Überzeugung, dass d bloße Hinweisung auf dieses Problem schon genügen wird, die Schwierig keit der Aufgaben zu bezeichnen, mit denen es die Wachsthumstheorie zu thun hat, während wir uns mehr an die Oberfläche der Sache halten und die unmittelbar sinnlich wahrnehmbaren Vorgänge des Wachsthums der Organe klarzumachen suchen.

Bisher wurde das Wachsthum der Pflanzen mit dem der Krystalle verglichen: in den wesentlichen Vergleichspunkten stimmen die Thiere mit den Pflanzen überein. Beide organisirte Reiche unter einander verglichen ergeben jedoch wieder einige wesentliche Unterschiede. Abgesehen von einigen wenigen einfachst organisirten Thieren erreichen diese durch ihr Wachsthum einen definitiven Zustand derart, dass an einem völlig ausgewachsenen Thier sämmtliche Organe fertig ausgebildet sind, wobei jedes derselben durch seine physiologische Arbeit zur Erhaltung des ganzen Körpers beiträgt: das fertig ausgebildete Thier besteht aus fertig ausgebildeten funktionirenden Organen. Ganz anders bei den Pflanzen. Sie sind niemals fertig ausgebildet, an jeder lebenden Pflanze finden wir zwar fertig ausgebildete Theile, allein neben diesen sind jederzeit noch die Anlagen oder Anfänge neuer Organe vorhanden, welche einer weiteren Entwicklung fähig sind: eine Pflanze ohne solche Vegetationspunkte, welche die weitere Entwicklung bewirken, ist keine normale Pflanze mehr; ja noch mehr, selbst abgeschnittene Theile lebender Pflanzen sind sehr oft im Stande, neue derartige Vegetationspunkte zu erzeugen. Die Continuität des thierischen Lebens, abgesehen von manchen pflanzenähnlichen, niederen Thierformen, wird durch immer wiederholte Fortpflanzung vermittelt, wobei die einzelnen Individuen nur eine normal begrenzte, oft sehr kurze Lebensdauer haben: Ähnliches findet zwar auch bei manchen Pflanzen, den sogenannten einjährigen, statt, allein die große Mehrzahl der Pflanzenarten verdankt die Continuität ihres Daseins ganz vorwiegend dem Umstand, dass neben den fertig ausgebildeten Organen immer wieder neue, entwicklungsfähige Vegetationspunkte entstehen, durch welche von Jahr zu Jahr, selbst von Jahrhundert zu Jahrhundert das Leben und Wachsthum desselben Pflanzenexemplares sich fortsetzt. Damit hängt es auch zusammen, dass der Begriff des Individuums, also des nur untheilbar Existenzfähigen, auf die große Mehrzahl der Pflanzen überhaupt gar keine vernünftige Anwendung finden kann, denn es ist nur Spielerei mit leeren Begriffen, wenn man entweder mit SCHLEIDEN jede einzelne Zelle oder mit ALEXANDER

ᴀᴜɴ jede Sprossknospe emphatisch als ein Individuum bezeichnet; jeden-
ls ist damit irgend eine tiefere Einsicht in das Wesen der Pflanzen nicht
wonnen.

Pflanzen in dem Zustand, wie man sie gewöhnlich zu sehen bekommt
h. abgesehen von den mikroskopisch kleinen ersten Embryonalzuständen),
stehen also immer zum Theil aus fertigen, ausgewachsenen, nicht mehr
ichsenden Theilen und außerdem aus unfertigen Theilen, welche wie die
interknospen zwar ruhen, aber sich später weiter entwickeln, und sol-
en Theilen, welche soeben in Entwicklung d. h. in Volumenzunahme und
estaltveränderung begriffen sind. Um auch nur in den elementarsten
hren der Pflanzenphysiologie sich zurechtzufinden, ist es durchaus nöthig,
iss man sich von diesen Verhältnissen eine möglichst klare Vorstellung
rwerbe, speciell die Theorie des Wachsthums hat für denjenigen gar keinen
inn und Inhalt, der in diesen Dingen nicht hinreichend orientirt ist. Ich
ersuche es daher, an Beispielen die räumliche Vertheilung der Wachsthums-
ustände sowie ihre zeitliche Veränderung klar zu machen; im Voraus sei
abei bemerkt, dass ich drei continuirlich in einander übergehende, aber
och scharf charakterisirte Wachthumsphasen unterscheide:

Die Organe befinden sich anfangs in einem embryonalen
ustand; weiter wachsend treten sie in einen zweiten Zu-
and, in den der Streckung ein, durch welchen sie ihr defini-
ves Volumen und ihre definitive äußere Gestalt erreichen;
st in einem dritten Wachsthumsstadium wird auch die in-
ere Struktur der bereits gestreckten Organe vollendet.
iese letzte Wachsthumsphase bezeichne ich als die der in-
ren Ausbildung, auf welche zuletzt der Zustand des völ-
gen Ausgewachsenseins, der fertige Zustand folgt.

Als Beispiel zur Erläuterung dieser Verhältnisse betrachten wir Fig. 254,
elche in schematischer Vereinfachung die Wachsthumszustände einer jün-
ren Pflanze aus der Klasse der Dicotylen mit aufrechtem Wuchs darstellt.
unreifen Samen dieser Pflanze würde man zu geeigneter Zeit einen
nbryo in der Form wie *I* vorfinden. An diesem erkennt man den Vege-
tionspunkt des zukünftigen Sprosses *v* und den der Keimwurzel *w*; die
iden Ausbuchtungen *c c* sind die beiden ersten Blätter der Keimpflanze
rudimentären Zustand; die beinahe schwarze Schattirung von *v* und *w*
ll andeuten, dass diese Theile noch ganz aus embryonalem Gewebe be-
ehen, während die hellere Schraffirung von *c c* die zweite Wachsthums-
iase andeutet, in welcher das Zellgewebe bereits in Streckung überzu-
hen beginnt. Dieser Entwicklungszustand des Embryos ist aber aus einem
ch früheren hervorgegangen, wo derselbe eine fast kugelförmige Gestalt
tte und noch gar keine Differenzirung weder in verschiedene Organe noch
verschiedene Gewebeformen zu erkennen war; der ganze Embryo be-

-tigem, embryonalem Zellgewebe, dessen beginnende Di-
bereits angedeutet ist.



Fig. 254. Schema der Vertheilung der verschiedenen Wachsthumszus

Im reifen Samen derselben Pflanze würde
Form *II* vorfinden: zwischen *v* und *w* hat sich
Streckung befindliche Gewebemasse eingeschalt
cotyle Sprossglied *h* darstellt; die ersten Blätt
beträchtlich herangewachsen; von dem embry

über der ganze Embryo bestand, sind jetzt nur noch zwei von einander etrennte Portionen übrig, von denen die obere den Vegetationspunkt des ünftigen Keimsprosses, die untere *w* den der Wurzel darstellt.

In *III* haben wir nun dieselbe Pflanze wie *II* nach vollendeter Keiaung vor uns, man erkennt noch am obersten Ende des Keimstengels den lurch seine schwarze Schattirung kenntlich gemachten Vegetationspunkt, ler in *I* mit *v* bezeichnet ist; ebenso den Vegetationspunkt *w* der ersten Wurzel. Außerdem sind nun aber neue Vegetationspunkte *k*, *k'*, *k''* u. s. w. entstanden und zum Theil schon zur Bildung neuer Seitensprosse vorgeschritten; jeder dieser neuen Vegetationspunkte ist während des fortschreitenden Wachsthums aus dem ursprünglichen ersten Vegetationspunkte *v* in *I* entstanden; anfangs waren die seitlichen Vegetationspunkte *k* in den Axeln der beiden Cotyledonen *c* von *II* hervorgetreten; der primäre Vegetationspunkt aber ist weiter gewachsen und hat die Blätter *b*, *b'*, *b''*, *b'''* u. s. w. erzeugt, wobei jedesmal aus der Axel eines Blattes, als dasselbe soeben aus dem Vegetationspunkte hervorsprosste, ein neuer Vegetationspunkt *k'*, *k''* u. s. w. entstanden ist. Im Verlauf des Wachsthums sind nun aus diesen neuen Vegetationspunkten bereits Blattknospen hervorgegangen; die aus dem primären Vegetationspunkt *v* ebenfalls entstandenen Blätter und Stengeltheile sind aber unterdessen viel rascher gewachsen und bereits in den zweiten und dritten Zustand des Wachsthums eingetreten; die Blätter *b'*, *b''* und *b'''* befinden sich jetzt noch im Zustande der Streckung, ebenso die zugehörigen Theile der Sprossaxe, welche durch helle Schrafirung schattirt sind; dagegen sind die Cotyledonen *c* und das Blatt *b*, sowie ie zugehörigen Theile der Sprossaxe, welche gar keine Schattirung haben, ereits äußerlich ausgewachsen, d. h. sie haben ihr definitives Volumen id ihre bleibende äußere Gestalt erlangt; diese Theile aber sind jetzt in r dritten Wachsthumsphase, d. h. ihre innere Ausbildung findet nunmehr att, die Verholzung in den Gefäßbündeln, die Ausbildung der Siebröhren, e Verdickung der Parenchymwände, die Fertigstellung der Spaltöffnungen, e Ausbildung der Cuticula auf der Epidermis u. s. w. wird in diesen eilen vollendet. Alle diese histologischen Differenzirungen haben bereits den durch Schraffirung kenntlich gemachten, in Streckung befindlichen eilen der Pflanze begonnen, aber erst, nachdem diese ihr definitives Vomen und ihre bleibende Form erlangt, wird auch die histologische Ausldung vollendet.

Ziehen wir nun ebenso das unterirdische Wurzelsystem unserer lanze *III* (Fig. 254) in Betracht, so ist hervorzuheben, dass die Seitenurzeln *w'*, *w''* dicht über dem fortwachsenden Vegetationspunkt *w* der auptwurzel ursprünglich entstanden sind: jede dieser Nebenwurzeln war sprünglich selbst nur ein neuer Vegetationspunkt, durch dessen weiteres achsthum die fadenförmigen Seitenwurzeln entstanden sind, und dasselbe rhältniss besteht zwischen den Nebenwurzeln zweiter Ordnung und ihren

Mutterwurzeln. Nur nebenbei mag hier einstweilen angedeutet sein, das die Vegetationspunkte der neuen Wurzeln im Innern des Gewebes ihrer Mutterwurzeln entstehen, während die neuen Sprossvegetationspunkte als oberflächliche Auswüchse des primären Vegetationspunktes auftreten. — Auch an den Wurzeln sind in unserer Figur die Vegetationspunkte schwarz dargestellt, aber, wie man bemerkt, noch von einer hellen Zone, der Wurzelhaube, umgeben, welche gleich bei der ersten Anlage eines Wurzelvegetationspunktes mitentsteht. Hinter jedem schwarz dargestellten Wurzelvegetationspunkt ist eine kurze Strecke durch hellere Schraffirung markirt: es ist die in Streckung befindliche Partie eines Wurzelfadens, die aber, wie man sogleich bemerkt, auffallend kurz ist im Vergleich mit der in Streckung befindlichen Region der Sprossaxe.

Einen sehr wichtigen Punkt, den man bei unserer Erklärung schon nebenbei bemerkt haben wird, müssen wir nun noch zu völlig klarem Bewusstsein erheben: alle die schwarz dargestellten Vegetationspunkte unserer Pflanze *III* sind ursprünglich aus den beiden Vegetationspunkten *v* und *w* des Embryos *I* entstanden und diese beiden selbst sind, wie schon erwähnt, nur Überreste des primären, anfangs gänzlich homogenen Zellgewebes, aus welchem der Embryo ursprünglich bestand; alle Vegetationspunkte sind also in unmittelbarer Continuität aus dem primären, embryonalen Gewebe abzuleiten, jedoch so, dass wir uns die Substanz des letzteren in Ernährung begriffen und beständig an Masse zunehmend zu denken haben. Wäre das Wachsthum unserer Pflanze ganz und gar nur auf das der Vegetationspunkte beschränkt, so bestände es in einer äußerst langsamen Volumenzunahme des ursprünglichen embryonalen Gewebes: wir könnten uns alle diese kleinen Vegetationspunkte etwa abgeschnitten und dann zu einem Ganzen vereinigt denken; so hätten wir ein noch immer sehr kleines, aus lauter embryonalem Gewebe bestehendes Gebilde vor uns, an welchem die einzelnen Vegetationspunkte als Protuberanzen hervortreten würden. Hat man dies klar aufgefasst, so leuchtet nun ohne Weiteres ein, wie in Wirklichkeit bei unserer wachsenden Pflanze die verschiedenen Vegetationspunkte aus einander geschoben worden sind; sie haben sich von einander entfernt; zwischen je zweien derselben ist ein mehr oder minder langes Stück der Sprossaxe und bei den Wurzeln ebenso ein Stück fertigen Wurzelgewebes eingeschaltet worden. Diese gegenseitige Entfernung der Vegetationspunkte oder Einschaltung neuer Gewebemassen zwischen ihnen wird aber, wie man leicht bemerkt, in der zweiten Wachsthumsphase bewirkt und diese besteht im Grunde nur darin, dass immer die an der Basis eines jeden Vegetationspunktes liegenden Gewebeportionen sich ausdehnen.

Überblickt man diese Vorgänge nach allen bisher gemachten Erwägungen, so muss man zugeben, dass das Wachsthum einer Pflanze auch ganz abgesehen von den Vorgängen in den einzelnen Zellen ein ungemein

merkwürdiger und höchst complicirter Vorgang ist, welchen völlig klar aufzufassen man bestrebt sein muss, wenn man überhaupt eine klare Vorstellung von dem Leben und Werden der Pflanzen gewinnen will.

Bei der Schwierigkeit, welche dem Anfänger das richtige Verständniss dieser Vorgänge nothwendig machen muss, wird es gewiss nicht überflüssig sein, noch einige andere Beispiele in Betracht zu ziehen.

Fig. 255 stellt die fraglichen Vorgänge ebenfalls schematisirt bei einer ufrecht wachsenden monocotylen Pflanze dar; es ist eine Maispflanze türkischer Weizen) der Darstellung u Grunde gelegt, die jedoch mit leinen Abänderungen auch für ine Palme und zahlreiche andere fonocotylen gelten könnte. Zunächst wäre zu empfehlen, dass nan die auf pag. 47 dargestellten Keimungszustände der Maispflanze noch einmal genau betrachtet, um nsere Figur gewissermaßen als Fortsetzung anzuschließen. W ist uch hier die Keimwurzel, aus welcher einige dünne Seitenwurzeln ntsprungen sind. Während jedoch bei der dicotylen Pflanze des vorigen Schemas das gesammte Wurzelsystem aus der primären Keimwurzel entspringt, finden wir bei unserer monocotylen Pflanze, dass die primäre Keimwurzel mit ihren Auszweigungen klein bleibt und eine höchst untergeordnete Rolle spielt. Mit zunehmendem Wachsthum vergrößert sich freilich auch hier das gesammte Wurzelsystem, aber dadurch, dass aus dem Stamm selbst von unten nach oben fortschreitend neue Wurzeln φ', φ'', φ''' entspringen, welche in die Erde eindringend sich dort verzweigen; höher oben am Stamm eine Wurzel entspringt, desto kräftiger ist sie. Obgleich diese secundären Wurzeln φ'—φ''' in großer Entfernung von den beiden primären Vegetationspunkten, sowohl der Keimwurzel, wie des Keimsprosses auftreten, ist es

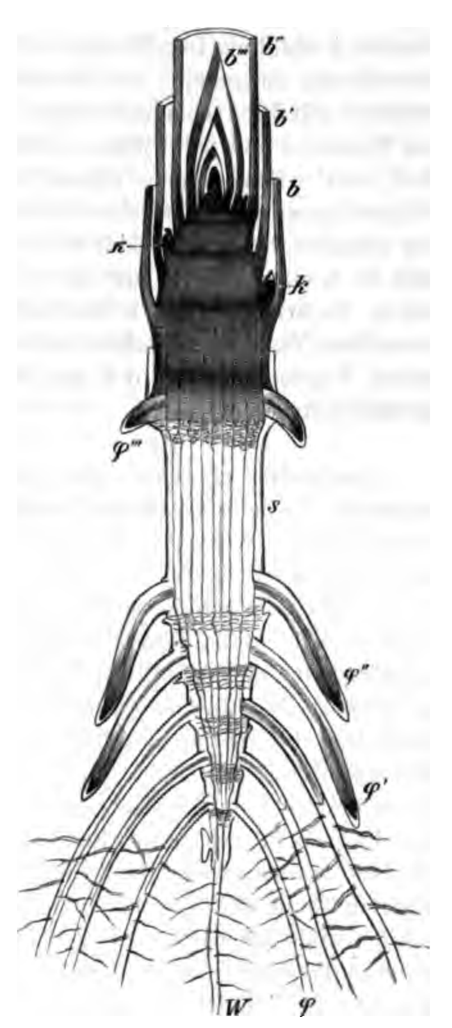


Fig. 255. Schema der Vertheilung der Wachsthumszustände bei einer monocotylen Pflanze.

doch nicht unwahrscheinlich, dass ihre Vegetationspunkte schon lange vor-
her angelegt worden sind und dass man bei genauer Untersuchung, di
allerdings mit großen Schwierigkeiten verbunden ist, im Stande sein würde
diese Wurzelvegetationspunkte als direkte Abkömmlinge des Sprossvegeta-
tionspunktes unserer Pflanze zu erkennen. Indessen handelt es sich hier
um eine Frage, die noch in der nächsten Vorlesung genauer in Betracht
gezogen werden soll. Hier kommt es mehr darauf an, die drei Wachs-
thumsphasen zu unterscheiden: auch hier sind die Vegetationspunkte völlig
schwarz, die in Streckung begriffenen Theile grau schraffirt, die in der
inneren Ausbildung begriffenen und völlig ausgewachsenen Partien ohne
Schraffirung dargestellt, die Blätter b—b''' unserer monocotylen Pflanze
umfassen mit ihrer scheidenförmigen Basis jedesmal den gesammten Umfang
der Sprossaxe und jedes jüngere Blatt ist gleich dem jüngeren Sprossaxen-
theil von der Scheide jedes älteren Blattes völlig umhüllt. Der Gipfel eines
solchen Sprosses besteht daher in der Hauptsache aus einem Convolut dicht
um einander herumgewickelter Blattscheiden, die wir uns nur dick und
feist zu denken haben, um das Ganze in Form einer Zwiebel vor uns zu
sehen. Es braucht kaum wiederholt zu werden, dass die Knospen $k\ k$ aus
secundären Vegetationspunkten hervorgehen, welche ihrerseits an dem pri-
mären Vegetationspunkt des aus der Keimpflanze entstandenen Haupt-
sprosses entstanden sind.

Unmittelbar oberhalb einer jeden Blattbasis zeigt unsere Figur 25[...]
innerhalb der hell schraffirten Partien dunklere Querzonen, durch welche
ein besonderes Wachsthumsverhältniss dieser und vieler anderer Pflanzen
angedeutet werden soll: an diesen Querzonen nämlich behält das Gewebe
einen mehr oder minder embryonalen Charakter und seine nach oben (in
akropetaler Richtung) liegenden Zellen treten nach und nach in den Zustand
der Streckung und definitiven Ausbildung ein; man kann solche Querzonen
an der Basis der Internodien als intercalare Wachsthumszonen bezeichnen,
deren Gewebe aber unmittelber aus dem embryonalen Gewebe des Vege-
tationspunktes abzuleiten ist. Das Vorhandensein solcher intercalaren
Zonen bewirkt, dass bei den betreffenden Pflanzen die einzelnen Glieder
der Sprossaxen von unten her aus den älteren Blattscheiden hinaufge-
schoben werden, wobei dann die jüngsten, d. h. die am wenigsten ausge-
bildeten Theile der Internodien nicht dem Vegetationspunkt, sondern dem
basalen Ende am nächsten liegen. Dieses merkwürdige Verhalten, durch
welches die Wachsthumsvorgänge an einem Spross noch verwickelter wer-
den als sonst, findet sich nicht bloß bei vielen Monocotylen, zumal allen
Gräsern, Blüthenschäften der Zwiebelpflanzen, sondern auch ganz besonders
deutlich ausgesprochen bei den Schachtelhalmen (Equiseten), unter denen
besonders das Equisetum hiemale dadurch ausgezeichnet ist, dass die Inter-
nodien Jahr für Jahr von unten her aus der älteren Blattscheide um ei[...]

Stück hinausgeschoben werden; ähnliche Vorgänge finden sich aber auch bei manchen Dicotylen: den Polygoneen, Umbelliferen u. s. w.

Bei den Gräsern und Liliaceen (in minderem Grade auch sonst) ist aber mit diesem intercalaren Wachsthum der Internodien ein ganz ähnliches Verhalten der Blätter verbunden: auch diese wachsen im Zustand der Streckung, wenn die Blattspitze längst völlig ausgebildet ist, noch lange an hren basalen Theilen fort, sie werden gewissermaßen von unten her aus lem Körper der Pflanze herausgehoben, wie man besonders leicht im Früh-ihr an Hyacinthen beobachten kann.

Es wird dem Leser nicht schwer werden, das Gemeinsame der beiden eschriebenen Schemata herauszufinden; dieses Gemeinsame aber können rir als den im Pflanzenreich herrschenden Typus des Wachsthums be-rachten; er ist bei den Moosen und Gefäßpflanzen fast ausnahmslos vor-anden, in seinen einfachsten, rudimentären Grundzügen finden wir ihn uch bei vielen Algen und selbst manchen Pilzen. Doch geht schon aus em auf pag. 84 Gesagten hervor, und könnte durch weitere Beispiele (wie lakrocystis u. a.) erläutert werden, dass unter den Algen und Pilzen auch anz andere Vertheilungen der Wachsthumszustände vorkommen, die jedoch uf einzelne kleinere Verwandtschaftskreise beschränkt bleiben und des-alb hier übergangen werden.

Nach dieser vorläufigen Orientirung kann ich nun zu einer genaueren harakteristik der drei Wachsthumsphasen übergehen:

1) **Der Zustand des embryonalen Wachsthums** an den Vegetations-unkten ist durch folgende Merkmale vorwiegend charakterisirt:

Ausschließlich an den Vegetationspunkten findet die Neubildung der rgane statt.

Das Wachsthum sowohl in Betreff der Volumenzunahme wie auch be-effs der Formveränderungen der am Vegetationspunkt befindlichen jungen rgane ist äußerst langsam.

Die Masse eines Vegetationspunktes, aus welchem schließlich das sehr ssive Gewebe eines ganzen Sprosses oder Wurzelfadens hervorgeht, ist und für sich äußerst gering und dürfte nur äußerst selten 1 Hundertel lligramm erreichen.

Diese geringe Stoffmasse regenerirt sich durch Zufuhr geeigneter Nah-ngssubstanzen beständig, während die basalen Portionen des Vegetations-nktes nach und nach in Streckung und dann in Dauergewebe übergehen.

Die Vegetationspunkte sowohl wie ihre Aussprossungen, d. h. die ngen Organe im embryonalen Zustand, bestehen aus einem Zellgewebe, lches gewöhnlich als Urmeristem, besser als embryonales Gewebe be-chnet wird.

Das embryonale Gewebe des Vegetationspunktes und der jüngsten gane bildet eine solide, ziemlich feste, zuweilen sogar brüchige Masse,

welche wesentlich nur aus Protoplasma und Zellkernsubstanz besteht;
Zellwände sind äußerst dünn; diese Substanzen sind zwar von Wass
durchtränkt, flüssiger Zellsaft jedoch in Form von sogenannten Vacuolen
nicht oder nur in sehr geringem Quantum vorhanden.

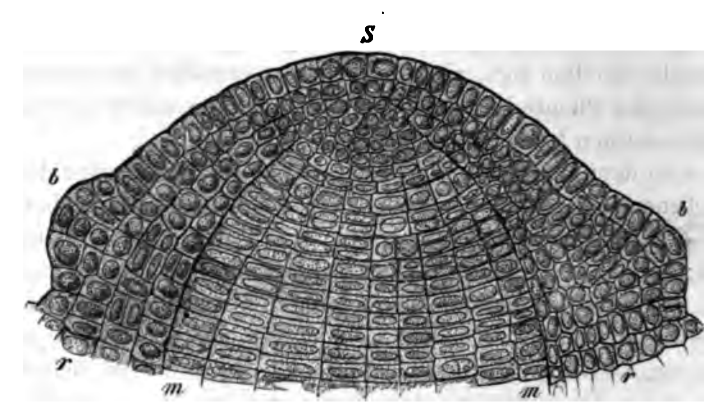


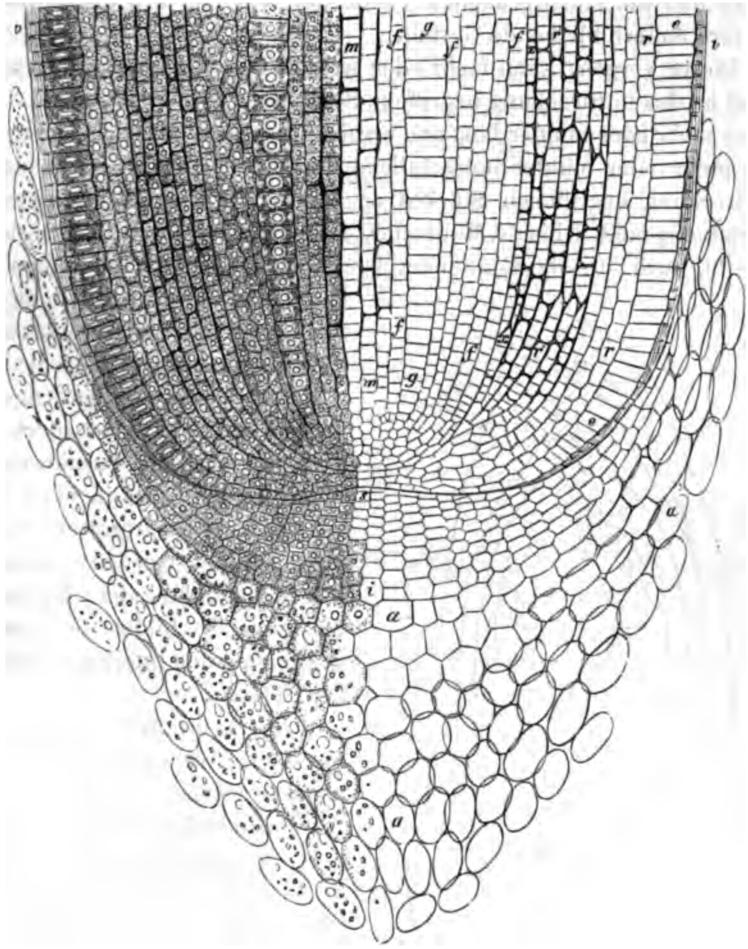
Fig. 256. Der Vegetationspunkt eines Sprosses (einer Winterknospe) der Edeltanne. — *S* Scheitel des Vegetationspunktes, *bb* die jüngsten Blattanlagen; *rr* junge Rinde, *mm* Mark der künftigen Sprossaxe (stark vergr.). Das Ganze besteht aus embryonalem Gewebe von sehr kleinen Zellen mit relativ großen Zellkernen.

Die Zellen des embryonalen Gewebes sind sehr klein, die Kerne dagegen verhältnissmäßig sehr groß; ihre gerundete Form richtet sich nach der Form der Zellen: sind diese tafelförmig, so ist auch der Kern kuchenförmig, sind sie cubisch, so ist der Kern kugelig, sind sie cylindrisch oder prismatisch, so ist der Kern langgestreckt; immer aber bildet er einen sehr beträchtlichen Theil der Masse der Zelle; das embryonale Gewebe ist daher ganz vorwiegend durch das Vorwalten der Zellkernsubstanz charakterisirt, in welcher wieder das Nuclein eine Hauptrolle spielt.

Die Vegetationspunkte, sowie die noch in embryonalem Zustand befindlichen jungen Organe stellen eine in sich homogene Masse dar, die Zellen erscheinen als bloße Kammern, deren Wachsthum von dem Gesammtwachsthum des Vegetationspunktes abhängt.

Es ist nicht ganz richtig zu sagen, wie es häufig geschieht, dass die Zellen im Vegetationspunkt und den jüngsten Organen, überhaupt im embryonalen Gewebe unter sich völlig gleichartig seien: vielmehr machen sich bereits nahe am Scheitel des Vegetationspunktes, sowie in sehr jungen Aussprossungen desselben schon Formverschiedenheiten geltend und besonders in den Vegetationspunkten der Wurzeln kann man ganz dicht hinter dem Scheitel schon diejenigen Zellen mit Bestimmtheit erkennen, welche später als Gefäßglieder, als Endodermis u. s. w. sich ausbilden werden (Fig. 257). Ebenso ist die Außenschicht des Vegetationspunktes und jedes embryonalen Organes leicht als die Anlage der späteren Epidermis zu erkennen. Je nach den verschiedenen Pflanzenformen ist jedoch diese be-

ginnende Differenzirung der Gewebe im Vegetationspunkte sehr verschieden. Die von **Hanstein** aufgestellte Lehre von den sogenannten drei Histogenen, wonach im Vegetationspunkte selbst außer der späteren Epidermis ein so-



257. Vegetationspunkt einer Wurzel des türkischen Weizens (Zea Mais); *a a* der ältere Theil der ιelhaube; *i* der jüngere Theil derselben. — *s* der Scheitel des Vegetationspunktes. — *e e* äußere :ht des Wurzelgewebes mit den Zellwandverdickungen *v r*. — *r r* junge Rinde. — *f f* Zellen des a Gefäßbündels, *g* die tafelförmigen Zellen eines großen Gefäßes, welche später lange cylindrische ;ehöft getüpfelte Gefäßglieder darstellen. — *m* Markparenchym im axilen Strang. (Stark vergr.).

ıanntes Periblem (junge Rinde) und ein Plerom angedeutet ist, lässt sich ıer nicht allgemein durchführen, obwohl die entsprechenden Gewebe-'erenzirungen besonders in Wurzelvegetationspunkten nicht selten vor-ommen.

2) **Die zweite Phase des Wachsthums, die sogenannte Streckung,** d **dadurch** eingeleitet, dass die Zellen an der Basis des Vegetations-ıktes **rascher** zu wachsen beginnen und ihrer definitiven Ausbil-

dung entgegengehen, wobei folgende Momente vorwiegend zu bert
tigen sind:

Durch die Streckung erreichen die Glieder der Sprossaxe, so
Blätter und die entsprechenden Theile der Wurzeln ihre definitiv
und ihre äußere bleibende Gestalt.

Dieser Vorgang kann mehr oder minder lange andauern, deme
chend ist das in Streckung begriffene Stück einer Sprossaxe, eines
fadens mehr oder minder lang und erreicht dasselbe während der St
eine mehr oder minder beträchtliche Breite und Dicke; die Län
in Streckung begriffenen Stückes an einem Wurzelfaden ist hint
Vegetationspunkt 3 bis 10 Millimeter, bei langgestreckten Blüthens
10—20, auch 50—80 Centimeter lang. Jedoch ist es häufig, das
haupt das Längenwachsthun
Streckung, zumal an Sprossax
unbedeutend ist, so dass die
bildeten Blattbasen die Ob
der Sprossaxen völlig bedecl
z. B. bei unserem Farnkrau
dium filix mas und in allen
wo sogen. Wurzelrosetten v
tern gebildet werden; rücl
Insertionspunkte der Blätt
einander, so bildet die Sp
zwischen ihnen Interfoliarthe
Internodien.

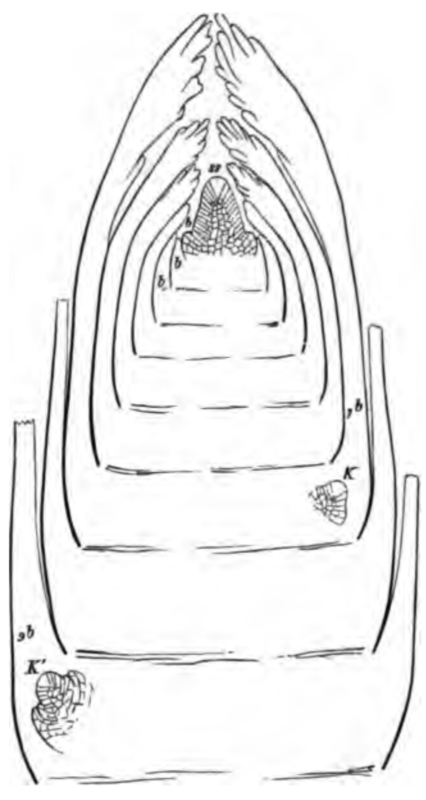


Fig. 258. Equisetum arvense; Längsschnitt einer unterirdischen Knospe im März; *ss* die Scheitelzelle des Stammes, *b* bis *sb* dessen Blätter; *KK'* zwei durch den Schnitt getroffene Seitenknospen. Die später sehr langen Internodien der Sprossaxe sind hier noch nicht vorhanden (schwach vergr.).

Durch die Art und Wei
Sprossaxen während der Stre
phase wachsen, wird also e
erheblicher Einfluss auf die d
Form des ganzen Sprosses au
insofern es davon abhängt,
Blätter z. B. dicht über einan
hend eine Rosette bilden od
einander entfernt in Quirlen
ordnet oder alternirend oder z
am verlängerten Stengel steh

Die Blätter, welche an de
tationspunkt eines Sprosses a
worden sind, wachsen im Al
nen viel rascher als die üb
Insertion an der Sprossaxe lie
Theile derselben; darin liegt die Ursache der Knospenbildung am E
Sprosse (Fig. 258).

Auch an den Blättern werden während des Verlaufes der Streckung mannigfaltige Formveränderungen hervorgebracht; die Streckung kann bei len Blättern entweder an der Spitze beginnen und an der Basis aufhören oder umgekehrt und bei complicirteren Blattformen können viel verwickelere Vertheilungen des Wachsthums eintreten.

Die Streckungsphase des Wachsthums bewirkt also besonders bei den Sprossen die mannigfaltigsten Formänderungen während der Volumenunahme: die Gesammtform eines fertigen Sprosses hängt überhaupt resentlich von den Gestaltungsvorgängen während der Streckung ab; — em Vegetationspunkt gegenüber ist diese Phase des Wachsthums aber daurch charakterisirt, dass keine neuen Organe mehr angelegt werden: nur ie schon vorhandenen ewinnen ihre definitive röße und Form.

Während das äußerst ngsame Wachsthum des mbryonalen Gewebes urch eine entsprechende ufuhr von Eiweißsubanzen und Nuclein stattdet, besteht dagegen die reckung in einer hauptchlich durch Wasserzuhr bewirkten Volumennahme der Zellen: die embryonalen Zustand liden, bloß aus Protoasma und Kern bestenden Zellen verwanln sich während der reckung in mit Wasser füllte Blasen, deren Vomen das Hundert- und usendfache der ursprünglichen embryonalen llformen erreicht, wobei doch keine proportionale ermehrung der organihen Substanz, sondern der Hauptsache nur assereinlagerung stattdet; dabei ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass die jetzt noch immer innen Zellwände auch Zellstoff einlagern und das Protoplasma ein wenig

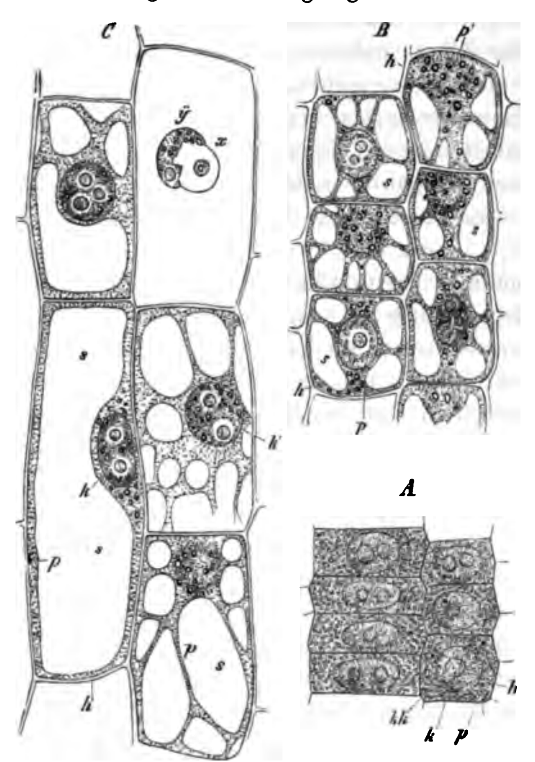


Fig. 259. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis; Längsschnitte, nach 550maliger Vergrößerung. *A* dicht über der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *B* die gleichnamigen Zellen etwa 2 Millimeter über der Wurzelspitze, der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmawände liegen; *C* die gleichnamigen Zellen etwa 7—8 Millimeter über der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen, die große Zelle links unten im optischen Durchschnitt gesehen; die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern lässt unter dem Einfluss des eindringenden Wassers eine eigenthümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (*x y*).

an Masse zunehmen kann. Die enorme Wassereinlagerung im Verlauf der Streckung kann jedoch soweit gehen, dass soeben ausgewachsene Sprossaxen, Blätter und Wurzelfäden mehr als 90, selbst über 95 Procente ihres Gewichtes und Volumens an Wasser enthalten.

Während dieser lebhaften Volumenzunahme der Zellen treten besonders anfangs noch zahlreiche Zelltheilungen ein, die aber später spärlicher werden und mit dem Aufhören der Streckung mehr und mehr erlöschen.

Die Streckung beginnt mit der Differenzirung des anfangs homogenen embryonalen Gewebes in die verschiedenen Gewebesysteme; zwischen den Zellen des Parenchyms treten frühzeitig Intercellularräume auf; die einzelnen Zellformen gewinnen mehr und mehr ihre charakteristische Gestalt; die Zellen, anfangs im Vegetationspunkt nur Theile des Ganzen, werden jetzt selbstständiger, in jeder einzelnen machen sich besondere Wachsthumsvorgänge geltend; die Größe, äußere Form und die Differenzirung des Inhaltes jeder Zelle verläuft scheinbar unabhängig von denen der anderen; aber freilich nur scheinbar. — Die verschiedenen Gewebeformen differenziren, die einzelnen Zellen individualisiren sich.

Zu der Zeit, wo die Organe oder Organtheile durch Streckung ihre äußere Form und ihr definitives Volumen erreicht haben, sind sie innerlich noch nicht fertig ausgebildet. Zwar beginnt die Differenzirung der Gewebeformen schon im embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte und sie schreitet mit zunehmender Streckung continuirlich fort, so dass am Ende derselben Epidermis, Gefäßbündel und deren verschiedene Theile, sowie auch die verschiedenen Formen des Grundgewebes schon deutlich zu unterscheiden sind, allein die Ausbildung zumal der Zellwände ist in diesem Zustand noch nicht beendigt.

3) **Die dritte Phase des Wachsthums** tritt ein, sobald in Folge der Streckung die Organe und Organtheile ihre bleibende Größe und äußere Form erreicht haben, worauf jedoch im Innern des Gewebes noch weitere Veränderungen fortschreiten; die Verholzung in den Gefäßbündeln, die Verdickung der Zellwände und die damit verbundenen verschiedenen Arten der Tüpfelung, die Ausbildung der Siebröhren, die Verholzung der Sklerenchymfasern, besonders aber die Ausbildung der Epidermis, speciell der Spaltöffnungen, die Cuticularisirung, etwaige Verkieselung, die Ausbildung der Behaarung erreicht erst jetzt ihren Höhegrad und ihre bleibende Form. Besonders auffallend ist die erst spät nach beendigter Streckung eintretende innere Ausbildung der Gewebe bei den Wurzeln: an denen der Gräser und Liliaceen (z. B. Mais, Fritillaria u. a.) ist etwa 8—10 Millimeter hinter dem Vegetationspunkt die Streckung vollendet, aber selbst 50—60 Millimeter weiter zurück findet man erst die gehöften Tüpfel der großen Gefäße vollständig ausgebildet und dementsprechend die anderen Gewebebildungen. Auch äußerlich ist an den Organen, die nach vollendeter Streckung noch

fortdauernde innere Ausbildung und Festigung des Gewebes deut-
ı erkennen: soeben fertig gestreckte Blätter und Sprossaxen sind
'asserreich, leicht zerreißbar, welken leicht, während sie später viel
substanzreicher und solider erscheinen. — Es wäre überflüssig, eine
rliche Charakteristik dieses dritten Wachsthumsstadiums zu geben,
:s, was in der Organographie und speciell in der Gewebelehre über
ßere Form und innere Struktur der Pflanzenorgane gesagt worden ist,
f diesen letzten Ausbildungszustand bezieht. Nur das mag hier noch
ei erwähnt werden, dass durch das Auftreten des Cambiums in den
ıxen und älteren Wurzeln der Coniferen und dicotylen Holzpflanzen
ıgs ein neuer Wachsthumsprocess eingeleitet wird und dass das
ım in mancher Beziehung mit dem embryonalen Gewebe der Vege-
punkte übereinstimmt; es unterscheidet sich von diesem letzteren
dadurch, dass es nur neue Gewebemassen, aber normal nicht neue
producirt, doch kann letzteres unter Umständen auch stattfinden:
eschnittenen holzigen Stämmen z. B. quillt das Cambium wachsend
und bildet einen sogenannten Callus, d. h. einen aus saftigem Ge-
estehenden Wulst, in welchem Vegetationspunkte zur Bildung neuer
: angelegt werden.

e hier unterschiedenen drei
:humsphasen schließen sich
ılich ohne Unterbrechung an
er an, so dass überhaupt keine
mte Grenze zwischen embryo-
Zustand und Streckung, zwi-
lieser und der definitiven in-
Ausbildung angegeben werden
sehr einfach gestalten sich die
tnisse dabei an den Wurzeln,
:n die Sprosse je nach der
der Pflanzen die mannigfal-
Complicationen erkennen

Fig. 260. Längsschnitt durch die Scheitelregion eines aufrechten Sprosses von Hippuris vulgaris. s der Stammscheitel, b, b, b die Blätter (in Quirlen stehend); k, k deren Axelknospen, die sich sämmtlich als Blüthen ausbilden; g g die ersten Gefäße; die dunklen Partien des Gewebes bedeuten die innere Rinde mit ihren Intercellularräumen.

:r Vegetationspunkt eines
es ist nur scheinbar das Ende
rossaxe allein, wofür er ge-
ch gehalten wird: die Art und Weise, wie aus dem Vegetationspunkt
prosses die Blätter und Seitensprosse hervorwachsen, zeigt vielmehr,
:r Sprossvegetationspunkt nicht bloß das Ende der Sprossaxe, son-
er embryonale Anfang des ganzen Sprosses ist, der seinerseits aus
axe und Blättern besteht.

wie aus einem Sprossvegetationspunkt neue Vegetationspunkte von
:n entstehen können, so kann auch an einem jungen Blatt, solange

es noch aus embryonalem Gewebe besteht, eine größere Zahl von secundären Vegetationspunkten entstehen, die dann ihrerseits sogar tertiäre und weitere Vegetationspunkte erzeugen können, wie Fig. 261 zeigt. Dadurch wird die spätere äußere Form und Gliederung eines Blattes angelegt, welches dann je nach der Art des Verlaufes der Streckung, als ein verzweigtes, zertheiltes, gefiedertes, gelapptes oder bloß gezähntes Blatt erscheint. In der großen Mehrzahl der Fälle verwandelt sich das gesammte embryonale Gewebe eines Blattes zuletzt durch Streckung in Dauergewebe, das ganze Blatt ist dann fertig ausgebildet. Indessen kommen doch auch Fälle vor, wo die Blattspitze lange Zeit im embryonalen Zustand verharrt, während die basalen Theile desselben sich strecken und fertig ausbilden; dies geschieht schon bei manchen großen, fiedertheiligen Blättern der Dicotylen z. B. bei Ailanthus, Robinia u. a., wo jedoch nach einiger Zeit der Vegetationspunkt des Blattes sich ganz in Dauergewebe umwandelt; bei manchen Farnkräutern dagegen (Nephrolepis, Gleichenia, Mertensia, Lygodium) bleiben die Enden der Blätter oder die ihrer seitlichen Ausgliederungen jahrelang im embryonalen Zustand, so dass eine dauernde oder periodisch wiederholte Verlängerung derselben durch Streckung ähnlich wie bei langlebigen Sprossen stattfindet. — Umgekehrt können aber auch Sprossvegetationspunkte sich ganz in Dauergewebe verwandeln, wobei sie natürlich aufhören, Vegetationspunkt zu sein; so geschieht es bei der Bildung der Dornen z. B. von Rhamnus cathartica, Gleditschia und sonst. Bei letzterer sind es verzweigte Sprosse, welche nur sehr kleine Blättchen produzirend anfangs aus sehr zartem Gewebe bestehen, das aber zuletzt zu steinharten Massen verholzt: die Spitzen dieser Dornen sind die früheren Vegetationspunkte, welche nun ebenfalls verholzt sind.

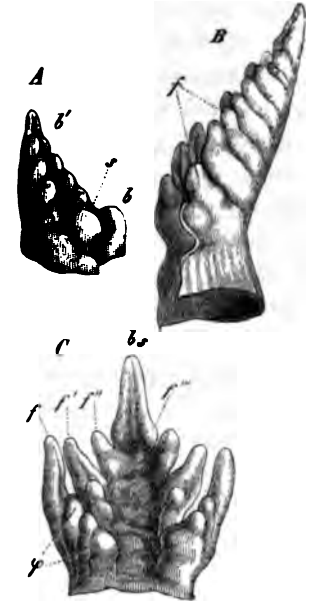
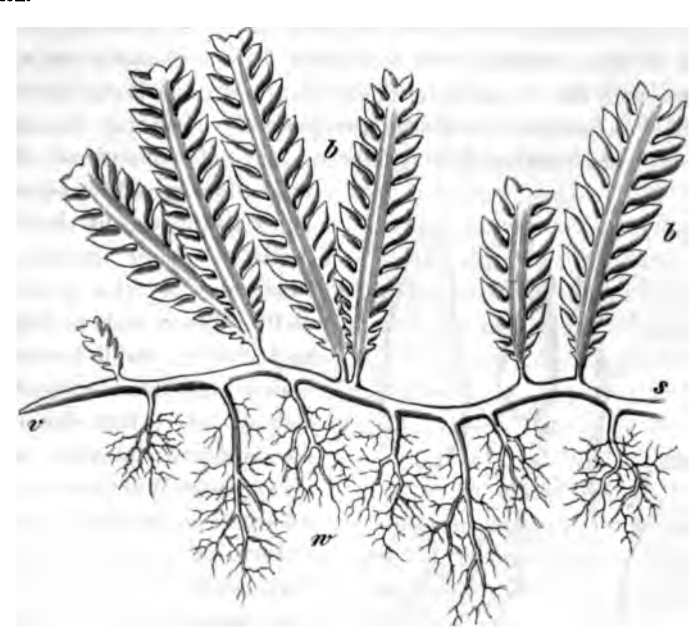


Fig. 261. *A, B* junge Blätter von *Pastinaca sativa*, *C* von *Levisticum officinale*: *f* Fiederlappen; *φ* solche zweiter Ordnung.

Alles bisher Gesagte bezieht sich auf die Wachsthumsverhältnisse der Gefäßpflanzen und meisten Muscineen und wie schon oben angedeutet, lassen sich auch bei den Algen und Pilzen noch dieselben Wachsthumsvorgänge, wenn auch vielfach nur in rudimentärer Form, in viel einfacherem Verlauf nachweisen. Daneben finden sich aber, wie schon in den organographischen Vorlesungen betont wurde, auch ganz andere

chsthumstypen vor. Nur an wenigen Beispielen soll Beides erläutert
den.



2. Caulerpa crassifolia; die ganze Pflanze besteht aus einem nicht cellulär gekammerten Schlauch. r Vegetationspunkt der kriechenden dorsiventralen Sprossaxe s; bb die Blätter; w die Wurzeln (natürl. Größe).

Einen der merkwürdigsten Fälle finden wir bei denjenigen Algen,
Wachsthum nicht von Zelltheilungen begleitet ist, unter denen die
abgebildete Caulerpa Fig. 262 als Beispiel gelten mag. Die Abbildung
sogleich, dass wir es hier mit einer Pflanzenform zu thun haben, deren
mter Vegetationskörper ganz nach demselben Schema wie der einer
enden Gefäßpflanze gestaltet ist und dementsprechend wächst: die
ende Sprossaxe $v\,s$ produzirt auf ihrer Unterseite verzweigte Wur-
auf ihrer Oberseite chlorophyllhaltige Blätter. Wie bei einer krie-
len phanerogamen Pflanze entstehen sowohl die Wurzeln wie die Blät-
s dem fortwachsenden Vegetationspunkt, der hier jedoch weit vor-
oben ist, so dass das jüngste Blatt und die jüngste Wurzel ziemlich
vom Scheitel entfernt sind; daher ist auch nicht eigentlich eine Knospe
nden, welche den Vegetationspunkt einhüllt. Das für uns Wichtigste
n aber die Thatsache, dass im Innern dieser Pflanze überhaupt keine
ldung stattfindet: weder im Vegetationspunkt noch in den fertig aus-
leten Organen sind Zellwände vorhanden; allerdings finden sich in
öhlung des dickwandigen Schlauches, dessen Auszweigungen die ge-
te Pflanze darstellen, ungemein zahlreiche, aus Zellstoff bestehende
, welche wie Stützen und Sparren das Lumen quer durchsetzen, um
ganzen Gebilde größere Festigkeit zu geben; bei schlankeren Formen

der Coelobasten aber, wie bei unserer gemeinen Vaucheria, fehlen auc diese. Wir brauchen nun also von dem vorhin über die Verschiedenhe der 3 Wachsthumsphasen Gesagten nur alles das wegzulassen, was sich au die zellige Struktur bezieht, die hier eben nicht vorhanden ist, währen alles Übrige auch für die nicht celluläre Pflanze seine Geltung behält.

Ein zweites Beispiel mag die entsprechenden Verhältnisse bei einem de vollkommener organisirten Pilze erklären. Die nebenanstehende Fig. 263 zeigt die Entwicklungsgeschichte eines Hutpilzes aus der Gattung Agaricus. In *I* ist ein kleines Stück des Myceliums *m* dargestellt, dessen dickere Fäden aus zahlreichen, parallel neben einander hinlaufenden Hyphen bestehen; es verhält sich in allen wesentlichen Punkten wie ein verzweigtes Wurzelsystem höherer Pflanzen: am Ende eines jeden Fadens ist ein Vegetationspunkt vorhanden, aus welchem neue Vegetationspunkte hervorsprossen. An einzelnen Punkten dieses Myceliums bei *a* und *b* bilden sich Fruchtträger, von denen einer rechts oben bei *c* etwas vergrößert dargestellt ist: seine Spitze besteht aus einem Vegetationspunkt, während der untere Theil bereits in Streckung begriffen ist. Der in *II* und *III* dargestellte etwas ältere Fruchtträger beginnt an seiner Spitze die hutförmige Ausbreitung zu bilden, indem die Verlängerung am Scheitel aufhört, dafür aber im ganzen Umkreis des Vegetationspunktes die Gewebemasse in den radialen Richtungen sich verbreitet, wie *IV* noch weiter zeigt. Der embryonale Charakter des Pilzgewebes verschwindet am Scheitel und überhaupt an der Oberseite des nun entstehenden Hutes, bleibt aber auf der Unterseite desselben noch erhalten, aus welcher nun sehr zahlreiche dünne, vom Strunk nach der Peripherie des Hutes ausstrahlende Lamellen hervorwachsen, aus denen die Fortpflanzungsorgane sich bilden. Es ist nicht schwer in den bei dem Agaricus kurz angedeuteten Wachsthumsvorgängen in der Hauptsache noch ähnliche Verhältnisse wiederzuerkennen, wie wir sie an den höher organisirten Pflanzen vorfinden, was in diesem Falle um so merkwürdiger ist, als das Mycelium und der Fruchtträger des Pilzes aus einzelnen Pilz-

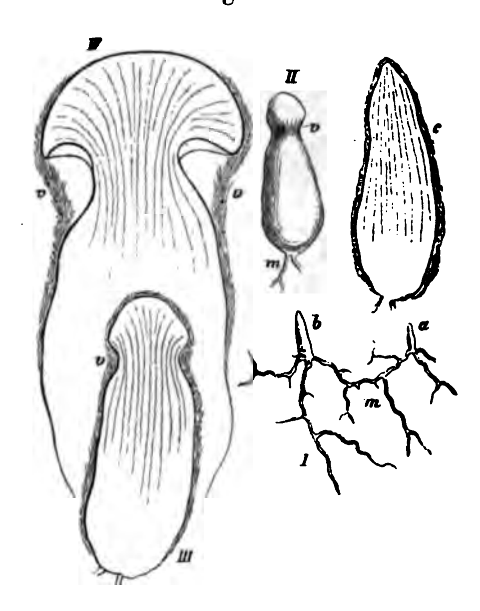


Fig. 263. *Agaricus variecolor; I* Mycelium (*m*) mit jungen Fruchtträgern *a* und *b* (natürl. Größe); *c* einer dieser letzteren im Längsschnitt vergr.; *II* ein älterer Fruchtträger mit beginnender Hutbildung, in *III* derselbe längs durchschnitten; *IV* ein weiter fortgeschrittener Hut; *v* das Velum. — Die Linien in den Längsschnitten bezeichnen den Verlauf der Hyphen.

fäden oder Hyphen besteht, deren jede einzelne für sich sozusagen eine selbstständige wachsende Pflanze darstellt, an welcher Vegetationspunkte und die anderen Wachsthumsphasen ähnlich wie bei den Schimmelpilzen zu erkennen sind. In dem Mycelium und Fruchtträger unseres Pilzes aber sind Hunderte und Tausende solcher Hyphen in der Art verbunden, dass ihre sämmtlichen Vegetationspunkte zusammen im Vegetationspunkt eines Myceliumastes oder eines Fruchtträgers sich zusammenlagern.

Es wäre nicht schwer, noch dutzendweise andere Fälle unter den Pilzen und Algen aufzufinden, wo die typischen Wachsthumsvorgänge zwar noch ab und zu anklingen, aber doch bereits durch auffallend abweichende Einrichtungen ersetzt werden. Als ein besonders auffallendes Beispiel in dieser Richtung will ich auf einen unserer merkwürdigsten Bauchpilze, den Phallus impudicus, hinweisen, dessen aus dicken, weißen Strängen bestehendes, in der Walderde wachsendes Mycelium im Wesentlichen dieselben Erscheinungen wie das des vorhin betrachteten Agaricus darbietet. Der Fruchtträger des Phallus jedoch entsteht als ein rundlicher, aus verflochtenen Hyphen zusammengesetzter Höcker an einem der oberflächlichen Myceliumäste. Dieser Höcker kann in seiner Jugend als ein Vegetationspunkt gelten, dessen Gewebemasse jedoch, indem dieselbe bis zur Größe eines Hühnereies heranwächst, eine ganz andere Differenzirung erfährt, als in den bisher betrachteten Fällen; obgleich auch hier nämlich die zwischen der Basis und dem Scheitel des Gebildes vorhandene Polarität nicht ganz aufgehoben ist, ergreift doch derjenige Vorgang des Wachsthums, den wir mit der Streckung der normalen Pflanzen vergleichen können, das aus dem embryonalen Zustand hervorgegangene Pilzgewebe in der Art, dass concentrische Gewebeschichten sich differenziren und zwar vorwiegend in der Weise, dass die äußerste Schicht *a* und eine tiefer liegende *i* eine beträchtliche Festigkeit erlangen, während die dazwischen liegende Schicht *g* in eine weiche, zerfließliche Gallerte umgewandelt wird; der mit *st* bezeichnete Gewebetheil bildet einen hohlen Cylinder, dessen Scheitel bei *x* mit der ersten Haut *t* verbunden ist, in seinem Innern besitzt er eine Höhlung *h*. Die mit *sp* bezeichnete Masse besteht aus den Sporen oder Fortpflanzungszellen des Pilzes. Wenn diese complicirte, an die Bildung mancher beerenartigen oder pflaumenähnlichen Früchte der Phanerogamen erinnernde Gewebe-

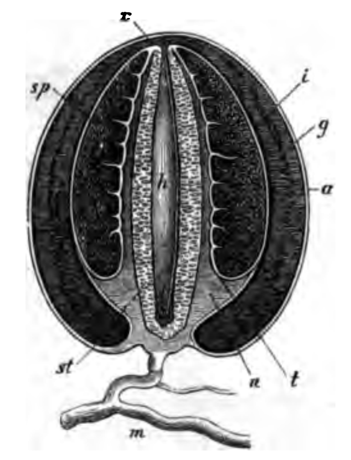


Fig. 264. Verticaldurchschnitt einer jungen Frucht von Phallus impudicus (vgl. den Text). — ½ der natürl. Größe.

differenzirung beendigt ist, so tritt zuletzt bei feuchtem Wetter plötzlich ein letzter Wachsthumsakt auf: der Stiel *st* streckt sich nämlich jetzt in wenigen Stunden zu einer Länge von 20—30 Centimeter bei einem Querdurchmesser von 3—4 Centimeter, wobei die Haut *a* am Scheitel zerrissen wird, während die Haut *t* sammt der Sporenmasse *sp* am Gipfel des gestreckten Stieles hängen bleibt, und die Basis des letzteren von den zerrissenen Schichten *a*, *g*, *n* etwa so wie von einer zertrümmerten Eierschale umgeben ist. Noch viel weiter gehen die Abweichungen von dem normalen im Pflanzenreich herrschenden Typus des Wachsthums bei manchen anderen Bauchpilzen, wie bei der Gattung Clathrus, Geaster und der auf pag. 180 abgebildeten Gattung Crucibulum.

Aber auch bei den Algen, unter denen die Mehrzahl dem vorhin beschriebenen Wachsthumstypus folgt, finden sich verschiedene Familien mit sehr beträchtlichen Abweichungen von demselben: in den organographischen Vorlesungen habe ich bereits auf die Gattung Laminaria aus der Abtheilung der Phaeosporeen ausführlicher hingewiesen, weil bei ihr der intercalare Vegetationspunkt des Laubsprosses nach unten hin die Sprossaxe verlängert, nach oben hin dagegen jährlich eine neue Blattfläche erzeugt, welche zwischen der alten Blattfläche und dem intercalaren Vegetationspunkt eingeschaltet wird. Indem ich deshalb auf pag. 84 verweise, will ich unter den Algen nur noch auf die Abtheilung der Hydrodictyeen und Volvocineen aufmerksam machen, bei denen eine ganz andere räumliche Anordnung der embryonalen und späteren Wachsthumszustände stattfindet,

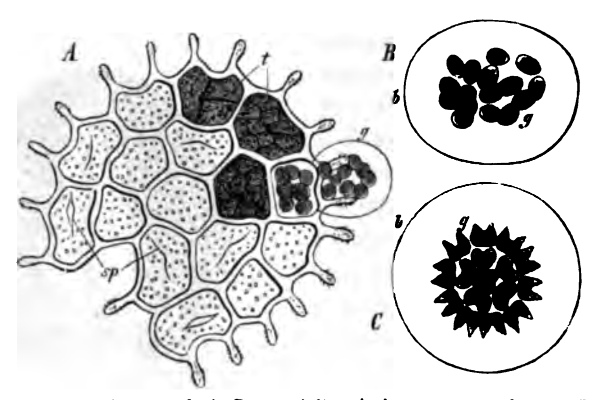


Fig. 265. Pediastrum granulatum, nach A. BRAUN (400): *A* eine aus verwachsenen Zellen bestehende Scheibe; bei *g* tritt soeben die innerste Hautschicht einer Zelle hervor; sie enthält die durch Theilung des grünen Protoplasmas entstandenen Tochterzellen; bei *t* verschiedene Theilungszustände der Zellen; *sp* die Spalten in den bereits entleerten Zellhäuten. *B* die ganz ausgetretene innere Lamelle der Mutterzellhaut, stark erweitert, *b* enthält die Tochterzellen *g*, diese sind in lebhaft wimmelnder Bewegung. *C* dieselbe Zellenfamilie $4^1/_2$ Stunden nach ihrer Geburt, 4 Stunden nach Eintritt der Ruhe der kleinen Zellen; diese haben sich zu einer Scheibe geordnet, welche bereits anfängt, sich zu einer solchen wie *A* auszubilden.

obgleich auch hier in zeitlicher Hinsicht die Reihenfolge noch festgehalten wird. Eines der einfachsten Beispiele in dieser Beziehung bietet uns das in unseren Gewässern gemeine Pediastrum, dessen Entwicklung aus Fig. 265

sichtlich ist. Die reife Pflanze *A* besteht aus einer flachen Scheibe, deren llen in concentrischen Kreisen angeordnet sind. Der Zellinhalt zerfällt i der Fortpflanzung in eine größere Zahl kleiner Zellen, welche von einer ase umschlossen (*B*) ins Wasser austreten und sich dort eine Zeit lang ternd bewegen; dann aber ordnen sich die jungen Zellen, deren Gesammt- it wir als den embryonalen Zustand einer neuen Pflanze zu betrachten ben, von selbst in die Form einer aus concentrischen Kreisen bestehenden heibe und sobald dies geschehen ist, wie in *C*, beginnen sie sämmtlich wachsen und die ganze junge Pflanze befindet sich nunmehr im Zustand r Streckung, und noch bevor dieser beendigt ist, beginnt die dritte Phase s Wachsthums, die innere Ausbildung der Zellinhalte und Zellwände, bis eder der Zustand *A* erreicht ist.

Am weitesten von allen sonstigen pflanzlichen Wachsthumsverhält- sen entfernen sich die Schleimpilze oder Myxomyceten, welche in ihrer ten, der Ernährung dienenden Lebensperiode aus nackten, beweglichen otoplasmakörpern bestehen; zuletzt vereinigen sich zahlreiche solche kte Protoplasmakörper, indem sie aus dem ernährenden Substrat her- kriechen, zu einem sogenannten Plasmodium, welches aus beweglichem otoplasma besteht. Ein solches Plasmodium nun kann je nach seiner cifischen Natur die verschiedensten, oft ungemein zierlichen Formen an- mmen. Nicht selten bildet es zuletzt einen der Unterlage aufsitzenden el, der oben in eine keulenförmige, kugelige oder schirmartige Ausbrei- ıg übergeht, wie in unserer Fig. i. Solange dieser Gestaltungs- cess dauert, besteht die ganze nze aus weichem Protoplasma l in diesem Zustande kann der xomycet etwa mit dem embryo- en Zustand einer höheren Pflanze glichen werden, obwohl auch ser Vergleich noch hinkt. Erst nn die äußere Form erreicht ist, tarrt die äußere Schicht des Pro- lasmas zu einer festen Haut, wäh- ıd innere Theile desselben röhren- ige Fasern der verschiedensten m, das sogenannte Capillitium den; der eigentlich entwicklungs- ige Rest des Protoplasmas aber, zwischen dem Capillitium ent- ten ist, zerfällt in unzählige kleine, de Portionen, welche die Fortpflanzungszellen oder Sporen darstellen. r haben wir also Wachsthumsvorgänge, wo auch die letzte Spur von be-



Fig. 266. Didymium ferinoceum ein Myxomycet im Zustand der Fruktification; nur das aus dem Plasmodium entstandene feste Gerüst ist dargestellt. Nach Rostafinsky.

gleitender Zellbildung verschwunden ist; während bei den Coeloblast
doch noch die ganze Pflanze, wenn man es durchaus will, da sie von ein
festen Zellstoffhaut eingehüllt ist, als eine Zelle betrachtet werden kann, i
dies bei den Myxomyceten, obgleich sie, wie wir sahen, sich gestalten un
wachsen, doch nicht mehr möglich. Erst wenn das Wachsthum vollend
ist, tritt in diesem Fall eine überaus einfache Form der Zellbildung auf, di
aber mit dem Wachsthum selbst nichts mehr zu thun hat.

Es ist wichtig, auf diesen Punkt hinzuweisen, weil man sich lange Ze
der gänzlich verfehlten Auffassungsweise hingegeben hat, als ob die ge
sammte Gestaltung und Volumenzunahme einer Pflanze aus dem Leben ihre
einzelnen Zellen erklärt werden könnte, was offenbar nicht der Fall ist
ebenso wie das Wachsthum der ganzen Pflanze und eines ganzen Organe
derselben, ist auch das ihrer einzelnen Zellen das Resultat allgemeine
Gestaltungsgesetze, welche die organische Materie ganz ebenso wie di
unorganische beherrschen.

XXVII. Vorlesung.

Beziehungen zwischen Wachsthum und Zelltheilung im embryonalen Gewebe.

Wachsthum d. h. Volumenzunahme und Gestaltung kann bei Pflanzen auch ohne begleitende Zelltheilungen stattfinden; wiederholt habe ich in dieser Beziehung schon auf die nicht cellulären Pflanzen, wie Botrydium, Caulerpa, Vaucheria u. a. zumal auch auf die Myxomyceten hingewiesen. Es ist wichtig, diese Thatsache im Gedächtniss zu behalten, weil sie beweist, dass die Zellbildung eine dem Wachsthum untergeordnete und von ihm abhängige Erscheinung ist. Die übermäßige Bedeutung, welche man der Zellbildung bisher für das organische Leben beilegte, fand ihren Ausdruck auch darin, dass man glaubte, das Wachsthum hänge von der Zellbildung ab. Das ist also nicht der Fall. Allerdings ist jedoch andrerseits die Thatsache von großem Gewicht, dass neben einigen Hundert Pflanzenformen von einfacher Organisation, bei denen das Wachsthum nicht von Zelltheilung begleitet wird, bei allen übrigen Pflanzen Wachsthum und Zelltheilung mit einander verknüpft sind. Versucht man es nun, das Verhältniss beider Vorgänge: des Wachsthums und der Zelltheilung sich klar zu machen, so ist also vor Allem festzuhalten, dass das Wachsthum die primäre, die Zelltheilung dagegen die abhängige secundäre Erscheinung ist.

Das hier Folgende ist eine auszugsweise Darstellung einer ausführlicheren Untersuchung des Themas, welche ich in den Jahren 1878 und 79 publicirt habe [1]). Es handelt sich hierbei um geometrische und zum Theil rein mechanische Anschauungen, die nur bei sehr sorgfältigem Nachdenken zu voller Klarheit erhoben werden können; da ich mir jedoch bei diesen Vorlesungen die Aufgabe gestellt habe, nur das unmittelbar Verständliche vorzutragen, so muss ich mich darauf beschränken, eine Reihe der elementarsten und leicht begreiflichen Sätze klar zu machen.

Da ist nun vor Allem hervorzuheben, dass von einigen selteneren Ausnahmen abgesehen die Richtungen, in denen die neuen Zellwände eines wachsenden Pflanzenorganes auftreten, von der inneren Vertheilung des

Wachsthums sowie von der äußeren Form des wachsenden Organs a
hängen; die Richtung einer jeden neu auftretenden Theilungswand ist durch
diese Momente im Voraus bestimmt. Durchschnitte durch wachsende, zu-
mal junge Pflanzentheile zeigen immer ganz bestimmte höchst charak-
teristische Anordnungen der Zellen, keineswegs beliebige Richtungen der
Zelltheilung, und ein hinreichend geometrisch und mechanisch gebildeter
Beobachter erkennt sofort in den Bildern, welche die Gesammtheit der Zell-
wände innerhalb eines richtig durchschnittenen Organs darbietet, dass ma
es hier mit einer Gesetzmäßigkeit zu thun hat, deren wahrer Sinn jedo
schwer zu entziffern ist; es wird daher gut sein, an einigen Beispielen
allereinfachsten Art auf den Zusammenhang zwischen Wachsthum und
theilung zunächst hinzuweisen.

Die einfachsten Fälle bieten uns fadenförmige, dünne Organe,
aus einer einfachen Reihe von Zellen bestehen, wie es bei vielen Al
bei den Pilzfäden der Fall ist: ganz gewöhnlich erscheinen hier
wände als Querwände des Fadens, d. h. jede neu auftretende T
wand schneidet die Längsaxe und den Umfang des Fadens rec
Doch finden sich schon hier einige Ausnahmen: in den Wurz
Laubmoose, sowie der Characeen treten die Querwände schief z
auf, wofür einstweilen keine genügende Erklärung gegeben w
allein gegenüber der ganz enorm großen Zahl von Fällen,
durch rechtwinklig schneidende Querwände getheilt werden,
seltene Ausnahmen.

Complicirter gestalten sich die Verhältnisse schon,
Wachsthum und die Zelltheilung vereinzelter Zellen, we
Richtungen hin ihr Volumen vergrößern, in Betracht ziehe
wir z.B. bei einer größeren Zahl von einfachen Algen, der
nach jedesmaliger Theilung selbstständig fortwachsen
tungen: Chlorococcus, Merismopedia, Tetraspora, Gloe
anderen; bei höher entwickelten Pflanzen findet Ähnli
zellen der Sporen und Pollenkörner statt. In diesen F
derer Schärfe die Thatsache hervor, dass die Art und
theilungen auf einander folgen, keineswegs von de
morphologischen Natur der Zellen abhängt, sondern
Art ihres Wachsthums und besonders von ihrer
Fig. 267 zeigt z. B. sechs verschiedene Formen
Pollenmutterzellen einer und derselben Pflanze
nidus avis. In A hat die Pollenmutterzelle die F
runden Scheibe gehabt, die durch zwei auf ei
lungen in vier Quadranten zerfällt: man beme
in der Fig. A vertical gerichteten Theilungswän
treffen, so dass ein kleines Stück der horizont
ihren Ansätzen an diese eingeschaltet bleibt

ler vorausgehenden Theilungswand erscheint wie eine Brechung derselben ınd solchen Wandbrechungen begegnen wir ganz allgemein bei der Theiung von Gewebezellen, worauf ich leshalb aufmerksam mache, weil ie in complicirteren Fällen der Gewebebildung die übrigens leicht enntliche Regelmäßigkeit der Zellvandnetze stören. — Die Pollenmutterzelle *C* war vor dem Eintritt hrer Theilungen in einer Richtung tärker gewachsen, lang elliptisch eworden. Dem entsprechend sind unächst rechtwinklig zu der Längsxe der Zelle zwei Querwände so ntstanden, dass sie dieselbe ungeähr in drei gleiche Theile theilen; ie mittlere dieser Zellen ist aber och weiter durch eine Längswand

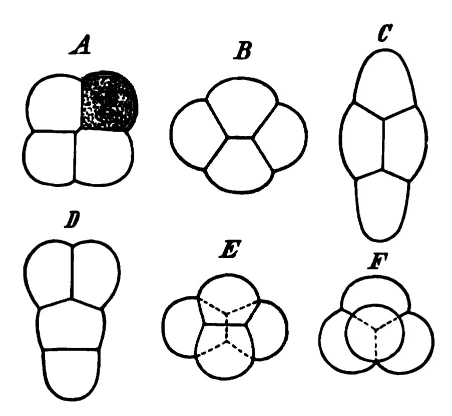


Fig. 267. Verschieden geformte und daher verschieden getheilte Pollenmutterzellen aus einer und derselben Anthere von Neottia nidus avis (nach GOEBEL).

etheilt worden. Auch jetzt sind also aus der Pollenmutterzelle vier Theilellen entstanden, aber wie man sieht, in anderer Anordnung als bei *A*, ntsprechend der gestreckten Form, welche die Mutterzelle vor der Theing angenommen hatte. Ob die in Fig. *B* repräsentirte Theilungsform aus em Typus *A* oder *C* entstanden ist, lässt sich nicht wohl entscheiden; aber owohl in *B* wie in *C* erkennt man, wie die anfangs ebenen oder einfach ebogenen Wände nach dem Ansatz einer jüngeren Wand gebrochen erscheinen, etwa wie ausgespannte Fäden, die durch einen weiteren Faden usammengeschnürt wären: die aufeinander treffenden Theilungswände ntsprechen mit ihren drei Winkeln einem sogenannten Seilpolygon, wie s auch im vielzelligen Gewebe allgemein der Fall ist. — Die Abhängigkeit er Theilungsrichtungen von der äußeren Form der Mutterzelle tritt wieder n anderer Weise bei Fig. *D* hervor: hier bestand die Mutterzelle aus einer ırt cylindrischem Stiel mit einem sphärischen Köpfchen; dementsprechend ind an dem stielförmigen Theil zwei die Außenwand rechtwinklig schneilende Wände entstanden, in dem halbkugeligen Köpfchen aber eine Längsvand. In Fig. *E* war die Mutterzelle vor der Theilung ungefähr kugelig; ie ist durch eine halbirende Wand in zwei Halbkugeln zerfallen; von dieen hat sich nun die eine in verticaler, die andere in horizontaler Richtung estreckt, jede der beiden Hälften aber ist durch eine senkrecht auf der ängsrichtung der secundären Zelle entstandene Querwand getheilt und so nd zwei in gekreuzter Lage vorhandene Zellenpaare entstanden. Vollmmener sphärisch als die vorige war vielleicht die Mutterzelle *F* geformt d dementsprechend auch die Theilungsform eine andere: die Mutterzelle t sich hier, wie man zu sagen pflegt, tetraedrisch getheilt, d. h. es sind

gleichzeitig sechs Theilungswände so entstanden, dass die kugelige Mutterzelle in vier Tochterzellen zerfiel, deren jede einem Tetraeder gleichen würde, wenn die äußere Wand eben statt nach außen gewölbt wäre. Die Stellung dieser Theilungswände ist in unserer Fig. 268 besonders dargestellt und lässt sofort erkennen, dass in diesem Falle die gleichzeitig entstandenen sechs Wände einander nicht rechtwinklig schneiden; es ließe sich jedoch zeigen, dass dieser Fall mit der gewöhnlichen rechtwinkligen Schneidung der succedanen Theilungswände unter einen gemeinsamen, allgemeineren Ausdruck gebracht werden kann.

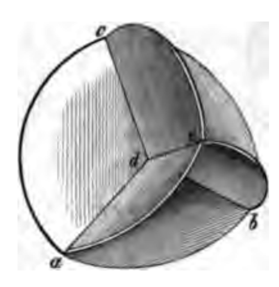


Fig. 268. Die sechs Theilungswände einer kugeligen tetraëdrisch getheilten Zelle.

In all' diesen verschiedenen Fällen der Theilung einer Mutterzelle macht sich die auch sonst gewöhnliche Regel geltend, dass die Theilzellen, welche gleichzeitig entstehen, einander an Volumen gleich sind, d. h. die Theilung ist eine Halbirung der Masse der Mutterzelle. Auch diese Regel erleidet allerdings in besonderen Fällen verschiedene Ausnahmen, sie ist aber im Übrigen so durchgreifend, dass man sie als den gewöhnlichen Fall allgemeineren Betrachtungen immer zu Grunde legen darf. Als die gewöhnlichen Regeln der fortschreitenden Zelltheilung in wachsenden Organen können wir also schon jetzt constatiren: 1) dass die Tochterzellen gewöhnlich einander an Volumen gleich und 2) dass die neu auftretenden Theilungswände rechtwinklig auf die schon vorhandenen aufgesetzt sind.

So einfach diese beiden Regeln scheinen mögen, so schwierig ist es, je nach der Form der Mutterzelle in vielen Fällen ihre Geltung nachzuweisen. Hat z. B. die theilungsfähige Zelle die Form wie in Fig. 269, d. h. die Gestalt eines Tetraeders mit ausgewölbten Flächen und sollen die successive auftretenden Theilungen in derselben einerseits jedesmal das Volumen halbiren und dabei rechtwinklig auf den vorausgehenden Wänden stehen, so gewinnt man ein Bild, wie das in unserer Figur veranschaulichte, aus welchem erst durch sorgfältige geometrische Betrachtungen der genannte Sachverhalt zu enträthseln ist.

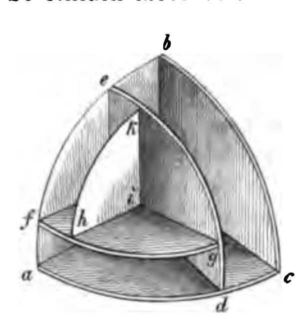


Fig. 269. Schema einer tetraëdrischen Scheitelzelle *abc*, wie sie sich bei Equisetum und sonst findet, von oben gesehen. *de* — *fg* — *hk* die Wände dreier auf einander folgenden Theilungen, *i* der Winkel, wo sich die drei Wände wie die Seiten an einer Würfelecke schneiden.

Dass die Art der Zelltheilung nur von der Volumenzunahme und Ge-

altung eines wachsenden Organs, nicht aber von seiner morphologischen ler physiologischen Bedeutung abhängt, ist einer der allgemeinsten und ichtigsten Sätze, auf welche ich in meinen genannten Abhandlungen hinwiesen habe; vorher glaubte man die wahre morphologische oder phylonetische Natur eines Organs durch die Art seiner Zelltheilung charakteri-en zu können; Hunderte von Abhandlungen und mühsam gezeichneten feln waren diesem Zweck gewidmet; ich werde im weiteren Verfolg dier Darstellung noch vielfach Gelegenheit haben, das Irrthümliche dieser nahme zu constatiren; einstweilen will ich jedoch als auf einen besonrs eclatanten Fall auf Fig. 270 hinweisen: man erkennt sofort, dass Fig. *C* d *D* im Wesentlichen dieselben Zelltheilungsgesetze erkennen lassen: in iden Fällen ein gestieltes Köpf-en, im Stiel Quertheilungen, im pfchen selbst rechtwinklig sich neidende Quer- und Längsthei-ngen. Allein *C* ist ein Drüsenhaar r Kürbispflanze und *D* eine sehr wöhnliche Form des Embryos einer anerogamen Pflanze. Auch in ;. *A* erkennt man sofort den in *C* d *D* repräsentirten Typus der ltheilung wieder, entsprechend m Gesammtumriss des einfachen gans; nur ist hier der Stiel ungeilt geblieben. es hat sich nur die t *h* (Hypophyse) bezeichnete Zelle bildet und oberhalb derselben ilt sich das Köpfchen in zahlreiche ktoren, welche, wie *B* zeigt, in die eite wachsen und so dem ganzen üsenhaar die Form eines Hutpilzes ben. Die Vergleichung der manfaltigsten Organe von verschienster Natur würde nur weitere ispiele für den oben aufgestellten Satz liefern, dass die Form der Zelleilung ganz allein von dem Wachsthum speciell auch der äußeren Form, cht aber von seiner physiologischen und morphologischen Bedeutung hängt.

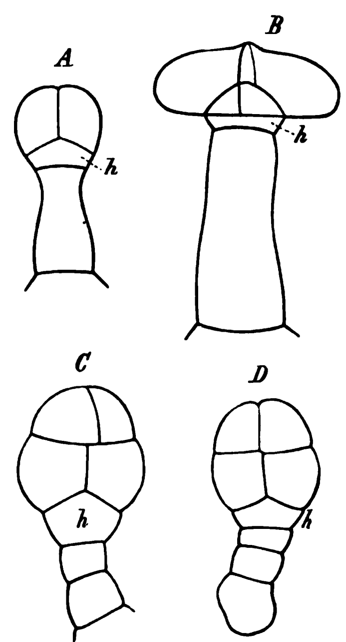


Fig. 270. *A B* verschieden alte Haare des Blattes von Pinguicula vulgaris; *C* Haar von Cucurbita, *D* Embryo von Nicotiana (Tabak). — *h* die sogen. Hypophyse.

Zu den lehrreichsten Beziehungen zwischen Zelltheilung und Wachsm rechne ich auch die Thatsache, dass die Zelltheilung nicht während s Wachsthums selbst stattzufinden braucht, sondern erst nach Vollendung selben eintreten kann; einen besonders klaren Fall hat in dieser Beziehg Geyler an den Sprossen einer zu den Phaeosporeen gehörenden Alge:

Stypocaulon Fig. 271 festgestellt. Die ganze durch *s* und *z* bezeichnete Region am Gipfel eines solchen Sprosses, ebenso die durch *x* und *y* bezeichnete Region der Nebensprosse entspricht nicht nur dem Vegetationspunkt, sondern auch dem in Streckung befindlichen Theil eines gewöhnlichen cellulären Sprosses. Erst die ausgewachsenen mit *I*, *II* u. s. w. bezeichneten Theile werden nach und nach durch Theilungswände in immer kleinere Zellen verwandelt, wie die Fig. 271 zeigt, und GEYLER hat festgestellt, dass im Verlauf dieser Zelltheilungen kein Wachsthum mehr stattfindet: wir haben also in diesem Fall am oberen Ende des Sprosses Wachsthum ohne Zelltheilungen, an den älteren Theilen der Sprosse Zelltheilungen ohne Wachsthum.

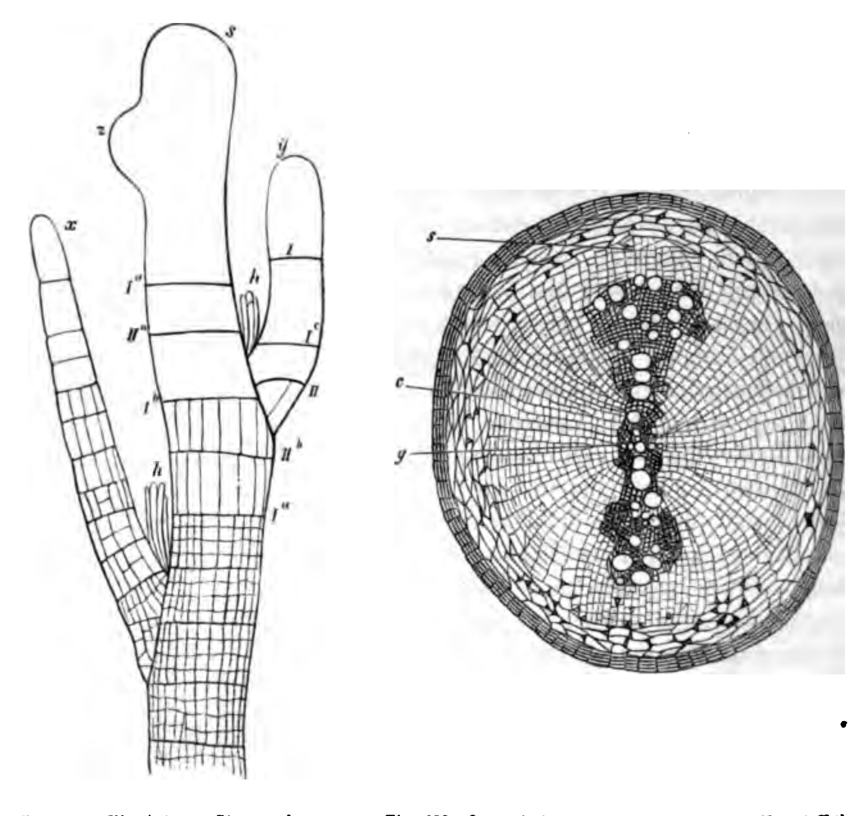


Fig. 271. Ein Ast von Stypocaulon scoparium mit zwei Zweigen *x* und *y* und der Anlage eines dritten Zweiges *s* (nach GEYLER); sämmtliche Linien bedeuten Zellwände.

Fig. 272. Querschnitt einer Wurzel der Brenn-Nessel (Urtica). — *g* die in der Fig. horizontale Gruppe von fünf Gefäßen, die schon in frühester Jugend vorhanden waren; die anderen Gefäße und verholzten Zellen bilden eine in der Fig. verticale Doppelgruppe; — *c* das Cambium, aus welchem letztere und das strahlig geordnete Gewebe entstanden; — außen eine Korkschicht, unter der eine Schicht ungeordneten, durch das Dickenwachsthum verschobenen Gewebes liegt (nach DE BARY).

Betrachtet man einen den Symmetrieverhältnissen eines Organes entsprechenden, richtig geführten Durchschnitt, so bietet sich ganz gewöhnlich ein charakteristisches Bild dar: die einzelnen Zellen liegen keineswegs

dnunglos neben einander, vielmehr erkennt man bestimmte Gruppirungen, ıordnungen der verschiedensten Art, und bei einigem Nachdenken zeigen h dabei immer gewisse Anordnungen, welche auch bei den verschieden-n Organen wiederkehren. Es liegt außer allem Zweifel, dass diese Zell-tze, wie man die dem Beobachter entgegentretende Zeichnung am ein-hsten nennen darf, ein unmittelbarer Ausdruck der in den betreffenden anzentheilen herrschenden Wachsthumsvorgänge sind: in ganz ähnlicher ise nämlich, wie es vorhin an einigen sehr einfachen Beispielen erläutert rde, nur dass sich bei Organen, welche aus sehr zahlreichen Zellen zu-mmengesetzt sind, die Beziehung zwischen Wachsthum und Zellenanord-ng oft nicht so leicht auffinden lässt. Um den Leser vorläufig zu orien-n, mögen zunächst folgende drei Sätze hier ausgesprochen werden:

1) Die Form des Bildes, welches ein Zellnetz darbietet, hängt zunächst on ab, ob nach den erfolgten Zelltheilungen noch ein lebhaftes Wachs-m einzelner Zellen, Zellgruppen und Schichten, allenfalls mit nachfol-den Zelltheilungen stattfindet. In diesem Fall können einzelne Zellen r Zellgruppen und Schichten verschieden wachsen, ihr Volumen und e Form anders verändern als die übrigen und in diesem Fall müssen hwendig die einen bestimmend auf die anderen einwirken; es müssen chanische Wirkungen einzelner Zellen oder Gruppen auf die sie um-enden stattfinden; Zerrungen und Druckwirkungen müssen sich geltend chen und erst eine genaue Besichtigung und Überlegung der obwaltenden stände kann darüber Auskunft geben, welche mechanischen Vorgänge Zellenanordnung innerhalb des Organs mitbeeinflusst haben. Diesen l finden wir vertreten überall da, wo es sich um die äußere und ere Ausbildung der Organe, also um die späteren Wachsthumsphasen delt[2]).

2) Anders gestalten sich die Vorgänge, solange sich ein Organ noch z im embryonalen Zustand befindet. In diesem Fall lehrt die Erfahrung, s die gesammte embryonale Gewebemasse als Ganzes wächst[3]), dass timmte geometrische und mechanische Beziehungen zwischen der ge-mten Zellenanordnung und der äußeren Form des wachsenden Organs tehen. Erst wenn das Gewebe aus dem embryonalen Zustand in die eite Wachsthumsphase eintritt, beginnt die unter 1) erwähnte Gruppi-g und Differenzirung im Innern des Organs und damit wird zugleich das l der Zellenanordnung ein wesentlich anderes.

3) Besondere Schwierigkeiten für das Verständniss dieser Vorgänge ursacht die Thatsache, dass Organe von gleicher äußerer Form doch im ern ganz verschiedene Bilder von Zellnetzen darbieten können; mit an-en Worten heißt das: die Vertheilung der Wachsthumsvorgänge im In-n von Organen, welche äußerlich gleiche Form besitzen, kann sehr ver-eden sein.

Bei unseren weiteren Betrachtungen halten wir uns jedoch zunächst an die im embryonalen Gewebe vorkommenden Verhältnisse und ferner an solche Fälle, wo die Zellenanordnung des embryonalen Gewebes durch spätere Wachsthumsvorgänge nicht mehr wesentlich verändert wird, wie letzteres zumal bei der Bildung des Holzkörpers aus dem Cambium und bei dem Wachsthum verschiedener einfach organisirter Pflanzen stattfindet.

Unsere Fig. 273 stellt die Oberansicht einer flächenförmig ausgebreiteten Alge (Melobesia) dar und der Einfachheit wegen können wir sogar annehmen, dass dieser ganze Algenkörper (was aber faktisch nicht der Fall ist) nur aus einer einfachen Schicht von Zellen bestehe; man erkennt leicht, dass der gewissermaßen fächerförmig ausgebreitete Theil der Scheibe da-

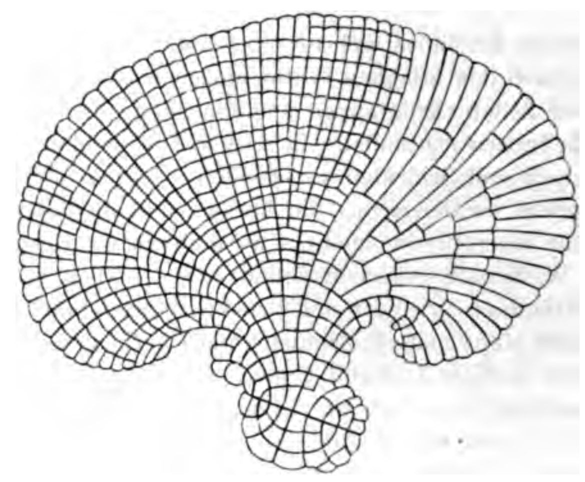


Fig. 273. Melobesia Lejolisii (eine Alge aus der Abtheilung der Florideen), von der Oberfläche aus gesehen (nach ROSANOFF).

durch entstanden ist, dass an der einen Seite der ursprünglich elliptisch runden Keimscheibe ein weiteres Wachsthum nach außen hin stattgefunden hat. Das Zellnetz kommt in diesem Fall dadurch zu Stande, dass die flächenförmig ausgebreitete Pflanzensubstanz durch zwei Liniensysteme, welche den Zellwänden entsprechen, in kleine Areolen, Zellen, eingetheilt ist. Von diesen Liniensystemen oder Zellwandrichtungen verlaufen die einen fächerförmig ausstrahlend nach dem Rande des Pflanzenkörpers hin, den sie mehr oder weniger genau rechtwinklig treffen und indem sie sich bei diesem Verlauf nach dem Rande hin weiter von einander entfernen, werden zwischen ihnen immer wieder neue Zellwandzüge eingeschaltet; der dadurch entstehende fächerförmige Bau tritt besonders deutlich auf der rechten Seite der Figur hervor und man bemerkt, dass die sehr verschiedenen Krümmungen der fächerförmig ausstrahlenden Wände in einer bestimmten Beziehung zur Krümmung der Umfangslinie stehen, welche von jenen im Allgemeinen rechtwinklig getroffen wird.

Außerdem zeigt unsere Figur aber, zumal auf der linken Seite, eine
ößere Zahl von Linien d. h. Zellwänden, welche parallel mit dem Umfang
ler besser gesagt gleichsinnig mit demselben verlaufen, und in der Haupt-
che durchschneiden diese Linien das vorige System der fächerförmigen
andzüge unter rechtem Winkel; nach geometrischer Ausdrucksweise sind
e beiden Liniensysteme, welche den Flächenkörper unserer Alge in nahezu
eich große Areolen oder Zellen eintheilen, orthogonale Trajektorien. Das
gelmäßige Bild dieses Zellenbaues kommt in diesem Falle nun wesentlich
durch zu Stande, dass nur die am äußeren Rande der Fläche vorhan-
nen Zellen radial nach außen wachsen und ab und zu in tangentialer
chtung getheilt werden. Zelltheilungen finden also nur am Rande statt
d die von letzterem weiter entfernten Zellen wachsen nicht mehr, weder
radialer, noch in peripherischer Richtung: wäre letzteres der Fall, so
irde das Zellnetz nur bei ganz gleichmäßiger Vertheilung des Wachs-
ums seine Form behalten, in jedem anderen Falle aber sich ändern müssen.

Nebenbei mag hier sogleich noch darauf aufmerksam gemacht werden,
ss die fächerförmig ausstrahlenden Wände auch auf der rechten Seite der
gur sämmtlich gezeichnet sind, während man in diesem Theil die Mehr-
hl der peripherisch verlaufenden Wände ausgelassen hat; man erkennt,
ss auf diese Weise ein anderes Zellnetz als auf der linken Seite entsteht,
bei aber der Unterschied doch nur in einem nebensächlichen Punkte be-
ündet ist, dass nämlich die peripherisch verlaufenden Theilungswände in
ringerer Zahl als auf der linken Seite vorhanden sind und wir könnten
icht Beispiele anderer Algen anführen, bei denen das gesammte Zellnetz
m in der rechten Seite der Figur dargestellten gleicht; in einem solchen
lle macht nun aber der Pflanzenkörper den Eindruck, als ob er aus dicho-
nisch verzweigten Zellenfäden bestände, wogegen dieser subjektive Ein-
uck von der linken Seite unserer Figur nicht oder nur bei besonderem
chdenken erzeugt wird.

Aus Gründen, die im Verfolg der Darstellung von selbst einleuchten
rden, bezeichne ich alle diejenigen Zellwände oder Zellwandrichtungen,
lche gleichsinnig mit dem Umfang des betrachteten Pflanzentheiles ver-
ufen, als P e r i k l i n e n, diejenigen dagegen, welche nach dem Umfang hin
richtet sind oder ihn wirklich schneiden, als A n t i k l i n e n, Benennungen,
lche gegenwärtig allgemein in die botanische Sprache eingeführt sind.
e Periklinen unserer Figur sind also, nach dem vorhin Gesagten, gewöhn-
h orthogonale Trajektorien der Antiklinen.

Ohne allzugroße theoretische Schwierigkeiten können wir uns nun
nken, unsere Figur sei der Querschnitt eines unregelmäßig gewachsenen
lzkörpers. In diesem Fall würde die am Rand liegende, das Flächen-
chsthum allein vermittelnde Zellenreihe dem Holzcambium entsprechen.
aus der Randschicht hervorgehenden Zellen würden sich dann als Holz-
len ausbilden. So wie bei unserer Alge zeigen auch die Holzzellen, wenn

sie aus dem cambialen oder embryonalen Zustand in ihre definitive Form übergehen, kein erhebliches Wachsthum: die durch das Wachsthum und die Zelltheilung im Cambium verursachte Zellenanordnung erleidet daher ebenfalls keine wesentliche Veränderung. Die Vorgänge der Zellbildung im Cambium eines Holzkörpers, wenigstens soweit es sich um den Querschnitt handelt, machen sich aber nicht bloß in den einzelnen Zellen, sondern ganz in demselben Sinne auch in den Jahresringen des Holzes und in den sie durchsetzenden Markstrahlen oder Spiegelfasern geltend: die Jahresringe erscheinen hier als perikline Schichtungen der Holzmasse, die Markstrahlen als antikline Zellenzüge, welche die orthogonalen Trajektorien von jenen darstellen: ist, wie in unserer Fig. 274 die inneren Jahresringe es zeigen, der Holzkörper im Querschnitt nahezu kreisförmig, so bilden die Jahresringe, wenn sie ringsum von gleicher Dicke sind, concentrische Kreise und die Markstrahlen erscheinen als radiale Linien, weil sie diese Kreise rechtwinklig schneiden. Unsere Figur zeigt aber, wie der Holzkörper mit zunehmendem Alter immer unregelmäßiger gewachsen ist: die Jahresringe (die Periklinen) sind nach der Seite *a* hin viel stärker in die Dicke gewachsen als auf der Seite *i*; endlich ist durch eine Verwundung bei *a* die Holzbildung aufgehoben worden, während sie an den Rändern der Wunde bei *m n p* nur desto kräftiger fortgeschritten ist. Entsprechend dem dadurch bewirkten Verlauf der periklinen Holzschichten haben nun auch die antiklingerichteten Markstrahlen andere Richtungen eingeschlagen und zwar so, dass sie die Jahresringe oder Periklinen überall rechtwinklig schneiden: die eigenthümlichen sehr verschiedenen Krümmungen der Markstrahlen sind eben weiter nichts als der Ausdruck der allgemeinen Regel, dass die antiklinen Zellwände die orthogonalen Trajektorien der periklinen sind. Man kann gestützt auf diese allgemeine Regel in jedem beliebigen Holzquerschnitt, dessen Jahresringe bekannt sind, auch sofort den Verlauf der Markstrahlen eintragen, oder wenn diese deutlicher als die Jahresringe zu erkennen sind, das umgekehrte Verfahren einschlagen.

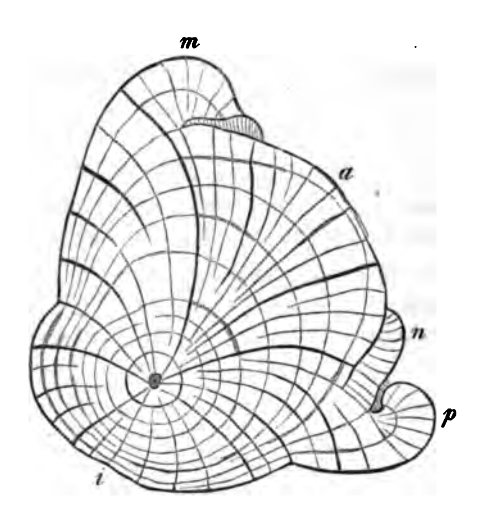


Fig. 274. Querschnitt des Holzkörpers eines Kirschbaumastes (Prunus cerasifera), der vor zwei Jahren auf der Seite *a* entrindet worden war, wodurch bei *m n p* Überwallungen entstanden sind. Die dicken radial verlaufenden Linien sind Risse, durch Austrocknung des Holzes entstanden; sie verlaufen nach demselben Gesetz wie die durch dünne Striche dargestellten Markstrahlen.

In diesen Fällen hatten wir es nun mit Wachsthumsvorgängen zu thun,

ro in leicht verständlicher Weise nur am Rande, am Umfang Volumenzu-
ahme stattfindet, die dort gebildeten Zellen aber kein erhebliches nach-
ägliches Wachsthum erfahren, obgleich sie in den definitiven Zustand
s Dauergewebes übergehen, in dem die zweite Wachsthumsphase, die
reckung nämlich, unterbleibt.

Wir wenden uns nun aber zu solchen Fällen zunächst einfacherer Art,
) ein ganz aus embryonalem Gewebe bestehendes Organ in seiner ganzen
isse wächst, wo nicht bloß am Umfang, sondern auch im Innern Volumen-
nahme stattfindet und dementsprechend auch im Innern Theilungswände
ftreten. Zur Erleichterung der Aufgabe wollen wir uns auch hier nur
t Quer- und Längsschnitten oder von Natur flächenförmigen Gebilden
schäftigen, weil die Betrachtung der eigentlich stereometrischen Verhält-
se nicht nur große Weitläufigkeiten verursachen würde, sondern für
seren Zweck auch einstweilen entbehrlich ist. Den einfachsten Fall
iten freilich immer flächenförmige Organe dar, die nur aus einer einfachen
llenschicht bestehen.

Unsere weiteren Betrachtungen gewinnen an Uebersichtlichkeit und
rden sehr erleichtert, wenn wir uns im Voraus auf dem Papier ver-
iiedene hier mögliche Fälle construiren. Es leuchtet schon aus dem bis-
r Gesagten ein, dass der gewöhnliche Fall in der rechtwinkligen Schnei-
ng der Peri- und Antiklinen liegt: wir können uns also z. B. eine aus
ibryonaler Substanz bestehende elliptische Scheibe Fig. 275 denken und
s die Frage vorlegen, in
elchen Richtungen die
ieilungswände innerhalb
rselben sich bilden,
enn die wachsende aber
liptisch bleibende Fläche
eine größere Zahl von
llen durch lauter sich
chtwinklig schneidende
rikline und antikline
ieilungswände zerfallen
ll. Das Problem ist nun
unserer elliptischen
gur nach geometrischen
undsätzen gelöst. Zu-
ichst ist die Fläche
irch die große und
eine Axe der Ellipse in

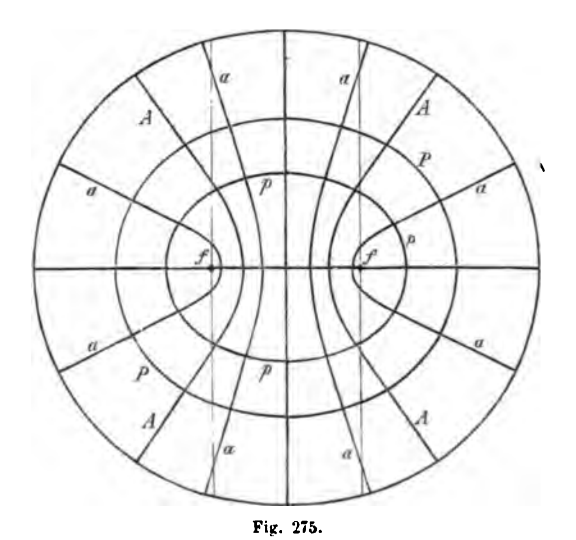


Fig. 275.

r Quadranten getheilt und bei ff die beiden Brennpunkte verzeichnet.
perikline Theilungsrichtungen sind noch zwei andere Ellipsen P und p
gezeichnet, welche die Eigenschaft haben, dass ihre Brennpunkte eben-

falls in *ff* liegen oder mit anderen Worten: die drei bezeichneten Ellipse sind confokal und statt der drei könnten wir eine große Schaar confokale Ellipsen zeichnen. Damit die Antiklinen, welche wir in unser Bild ein zeichnen wollen, mit den periklinen Ellipsen sich überall rechtwinkli schneiden, müssen jene Hyperbeln darstellen und zwar so, dass um jede der beiden Brennpunkte *ff* eine mehr oder minder große Anzahl von Hy perbeln herumläuft, deren Axen zugleich mit der großen Axe der confokale Ellipsen zusammenfallen, oder mit anderen Worten: die Antiklinen *A* und sind confokale Hyperbeln. Je nachdem wir große oder kleine Zellen in un serer Scheibe erhalten wollen, kann die Zahl der confokalen Ellipsen un Hyperbeln vermehrt werden. Man bemerkt, um es nebenbei zu sagen, das diejenigen Hyperbeln, deren Scheitel den Brennpunkten *ff* am nächste liegen, eine starke Krümmung daselbst machen; dagegen wird die Scheitel krümmung der Hyperbeln um so geringer, je weiter sie von den Brenn punkten *ff* entfernt und je mehr sie der kleinen Axe der Ellipse genäher sind. Denken wir uns ferner unser ganzes Bild so verändert, dass die beiden Axen einander gleich werden, so fallen die beiden Brennpunkte *f* in einem Brennpunkt zusammen, die confokalen Ellipsen verwandeln sich in concentrische Kreise und die Hyperbeln *A* und *a* erscheinen in diesem Fall als gerade Linien, welche vom Mittelpunkt nach der Peripherie hinlaufen, also Radien der Kreise sind.

Wir haben also durch unsere geometrische Construktion ein allgemeines Schema dafür gewonnen, wie ungefähr die Anordnung der Zellen in der supponirten Scheibe sich gestalten muss, wenn wir den Raum derselben durch einander rechtwinklig schneidende perikline und antikline Scheidewände in Zellen zerlegen; es braucht kaum erwähnt zu werden, dass die viereckigen Flächenstücke oder Areolen zwischen den Anti- und Periklinen die Zellenräume darstellen.

Hat man sich nun dieses Schema, dessen geometrische Bedeutung wir ja kennen, genau eingeprägt, so finden wir überall an entsprechenden flächenförmigen Objekten Bilder der Zellenanordnung, welche ohne Weiteres unserem Schema entsprechen. Um nur an einigen ganz zufällig herausgegriffenen Beispielen die Giltigkeit unserer Construktion zu erweisen, betrachten wir unsere Fig. 276. *A* stellt hier die ungefähr elliptisch geformte Keimscheibe derselben Alge Melobesia, die wir schon oben betrachtet haben, dar; man erkennt sofort die der großen und kleinen Axe der Ellipse entsprechenden Wände, durch welche das ursprünglich einzellige Keimpflänzchen in vier Quadranten zerfallen ist, aber auch trotz einiger störender Wandbrechungen zwei confokale Ellipsen als Periklinen und beiderseits zwei Hyperbeln als Antiklinen. Am Umfang dieser Scheibe bemerkt man freilich Zellwände, welche sich nach innen nicht fortsetzen; würde man sie jedoch nach innen hin vervollständigen, so würden sie ebenfalls hyperbolische Linien darstellen. Ich will nicht versäumen, bei dieser Gelegenheit sogleich

darauf hinzuweisen, dass an einem Objekt, welches übrigens ganz nach unserem Schema gebaut ist, doch einzelne Stücke sowohl der periklinen

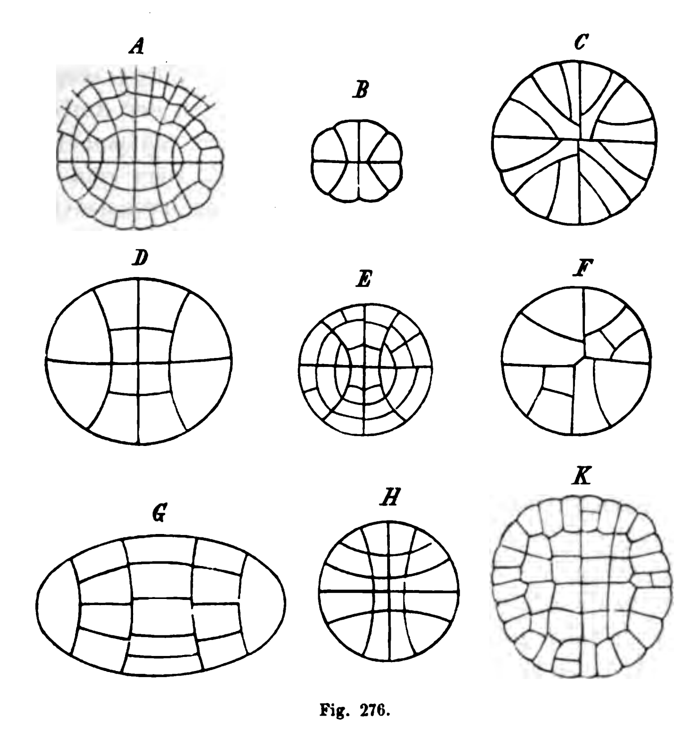


Fig. 276.

wie antiklinen Linien fehlen können, weil die betreffenden Zelltheilungen unterblieben sind: unser Schema besagt nur, dass wenn überhaupt Zellwände entstehen, dieselben in den angegebenen Richtungen liegen müssen. Dass unser Schema für die verschiedensten Fälle gilt, zeigt sofort die Betrachtung der Figur *D*, welche einen Querschnitt durch den schlanken Vegetationskegel von Salvinia darstellt und Figur *G*, welche den Querschnitt des jungen Blattnerven eines Farnkrauts (Trichomanes) versinnlicht.

Wenn der elliptische Umriss sich der Kreisform nähert oder wirklich zu einem Kreis wird, wie in den Figuren *C*, *E*, *F*, *H*, *K*, so treten auch hier zunächst zwei antikline Wandrichtungen (in diesem Falle radiale Wände) auf, durch welche die Scheibe in gleiche Quadranten getheilt wird. Folgen nun weitere Zelltheilungen innerhalb der Quadranten, so würde es der Regel der rechtwinkligen Schneidung sofort widersprechen, wenn nun etwa diese neuen Wände vom Mittelpunkt aus nach der Peripherie hin verliefen; dann würden sich ja diese Antiklinen (Radien) im Centrum der Scheibe unter sehr spitzigen Winkeln schneiden, was niemals vorkommt, vielmehr zeigen alle derartigen Objekte, dass die Antiklinen vom Umfang aus nach innen verlaufend eine Krümmung machen, um sich dann seitwärts an eine

der vorausgehenden Quadrantenwände anzusetzen, wobei die Richtung, i welcher diese gekrümmten Antiklinen verlaufen, sogar in jedem Quadran ten eine andere sein kann.

Wenn ich vorhin bei der Construktion des Schemas von einer geom trisch genau bestimmten Umrissform, nämlich einer Ellipse ausging, so w damit von selbst, wenn rechtwinklige Schneidungen der Anti- und Pe klinen stattfinden sollten, gesagt, dass die Periklinen confokale Ellipsen, d Antiklinen confokale Hyperbeln sein müssen. Es wäre nun keineswe möglich, für jede beliebige Umrissform, welche ein embryonales Organ zeig kann, geometrische Constructionen mit derselben Genauigkeit herzuste len, es leuchtet aber sofort ein, dass wenn die Umrissform auch keine wir liche Ellipse, sondern nur eine ähnliche Figur ist, dass dann das gesamm Zellnetz doch noch immer ein ähnliches Bild wie dort darbieten muss, wen die Anti- und Periklinen einander rechtwinklig schneiden. So erkennt ma z. B. in unsern Figuren 277 *A*, *B* sofort die Ähnlichkeit mit unserem Schem wieder, obgleich die Umrissformen kaum als Ellipsen gelten können. Zu dem haben wir hier den Fall, dass das betreffende Organ, dessen Zerlegun in Zellen bei gleichzeitig stattfindendem Wachsthum wir betrachten, an de einen Seite mit einem Stiel versehen ist; in solchen Fällen zeigt sich regel mäßig an der Grenze von Stiel und Köpfchen eine Hypophyse *h*, welch HANSTEIN früher für ein besonderes Organ phanerogamer Embryonen hiel die aber weiter nichts ist als der Ausdruck des allgemeinen Zelltheilungs gesetzes für den hier gegebenen Fall.

Bei diesen Figuren tritt noch eine weitere Erfahrungsthatsache dari hervor, dass die zeitliche Reihenfolge in der Entstehung der anti- und peri

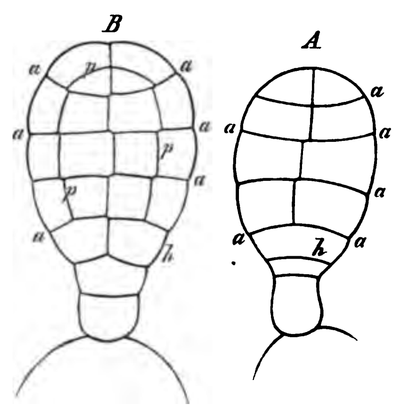


Fig. 277. *A* ein jüngerer, *B* ein älterer Embryo von Alisma Plantago — *a a* die Antiklinen, *p p* d Periklinen.

klinen Wände auch bei sehr ähnlichen Objekten in hohem Grade variab ist; bald entstehen zahlreiche Antiklinen, wie in Fig. 277 *A*, denen er später die Periklinen (*p* in *B*) folgen, oder es entstehen Periklinen, den

Antiklinen sofort folgen, wie in Fig. 278 *B*; aber auch dies ändert ts an der Giltigkeit unseres obigen Schemas, bei dessen Construktion

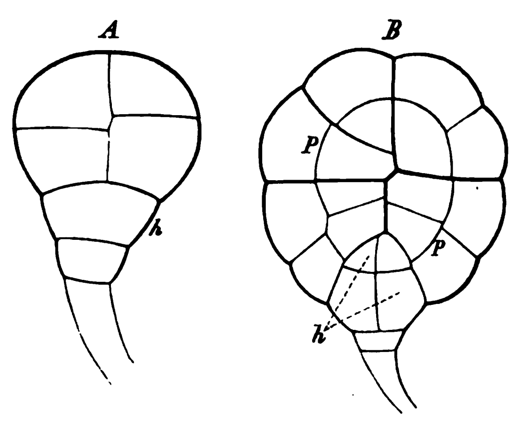


Fig. 278. *A* ein sehr junger, *B* ein älterer Embryo von Orobanche nach Koch.

ohnehin gleichgiltig ist, ob man zuerst die Antiklinen oder die Peri-n entstehen lässt.

Gewöhnlich ändert sich die äußere Gestalt sehr junger, noch aus yonaler Substanz bestehender Organe, indem sie mehr und mehr her-chsen. Dabei kommt nicht selten der Fall vor, dass Wände, welche früher entstanden sind, bei der Gestaltveränderung des ganzen Ge-s Verschiebungen und Krümmungen in der Art erleiden, dass sie ehr in die neue Gestalt des Organs so hineinpassen, als ob sie erst Erlangung der letz- entstanden wären. ieser bisher wenig tete Fall für die ie des Wachsthums esonderer Bedeutung eil er ein neues Licht je in der embryo- Gewebemasse ver- ıden Substanzein- ıngen und Bewegun- irft, so will ich nicht ımen, ein erläutern- chema und ein Bei- hinzuzufügen. In

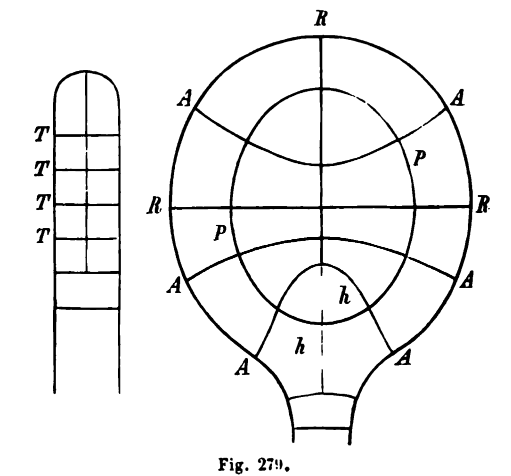


Fig. 279.

er Fig. 279 ist links ein fadenförmiges Gebilde dargestellt, welches mehrere Querwände *TT* und durch eine Flucht von Längswänden lt ist. Die Figur rechts zeigt uns dasselbe Gebilde, nachdem sich der

willkürliche Construktion klar machen; in Fig. 281 habe ich angenommen, lass ein kreisrunder Holzquerschnitt ein sehr excentrisch liegendes Mark besitzt. Der erste Holzring *I* ist ringsum gleich dick, aber alle folgenden Jahresringe *II*— *VII* sind nach der Nordseite *N* hin viel stärker in die Dicke gewachsen als nach der Südseite *S*, und um die Construktion zu vereinfachen, ist angenommen, dass dennoch der Umriss eines jeden Jahresringes kreisförmig ist. Man kann sich das Schema so denken, dass die Punkte 2, —7 auf der Linie *NS* die Mittelpunkte der aufeinanderfolgenden sechs Jahresringe sind. Wenn nun die Markstrahlen, wie es bei regelmäßigem Wuchse des Holzes der Fall ist, genau orthogonale Trajektorien der Jahresringe wären, so müssten dieselben den Umfang der Holzscheibe in den Punkten *r r* schneiden. Dagegen sind aber sämmtliche Markstrahlen nach dem Punkte *N* hin, also von *S* weg gekrümmt oder mit anderen Worten: sie sind nach der Linie des stärksten Zuwachses, welche vom Mark bis zum Punkte *N* reicht, hinübergedrängt. Das Schema soll nun keine Theorie er-

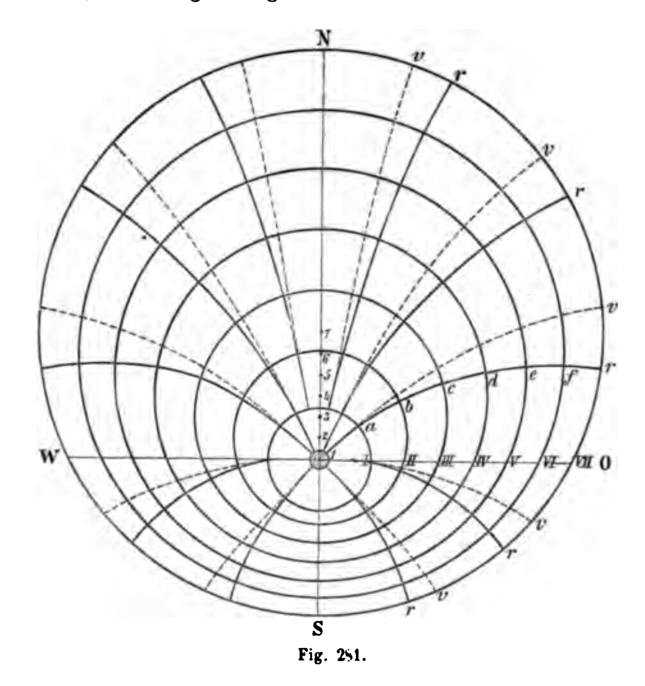


Fig. 281.

tern, sondern nur die an Holzquerschnitten sehr häufig zu constatirende Thatsache, dass die Markstrahlen nach der Seite des stärksten Holzwachses hingedrängt werden und zu Gunsten dieses Verhaltens ihre rechtwinklige Schneidung mit den Periklinen d. h. den Jahresringen aufgeben. Einen besonders deutlichen Fall repräsentirt unsere Fig. 282, welche den Querschnitt eines excentrisch gewachsenen Lindenstammes darstellt: man bemerkt leicht, dass die Markstrahlen *st* sowohl von rechts

wie von links her nach a, der Linie des stärksten Zuwachses, hingedrängt sind. Es ist aber nicht zu vergessen, dass wir es hier mit einem Holzquerschnitt zu thun haben, dessen Wachsthum und Zelltheilungen ausschließlich

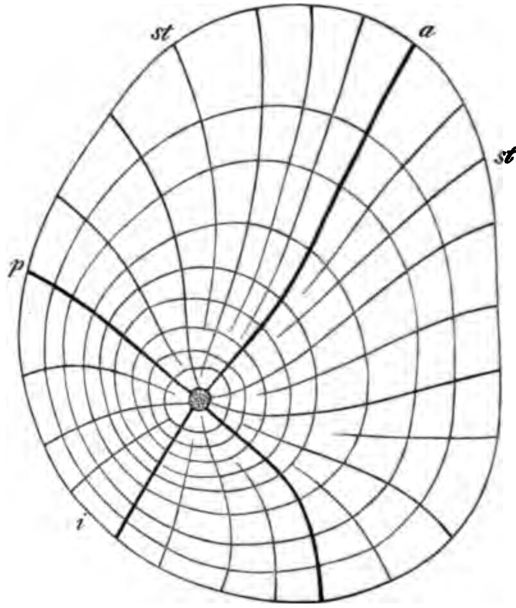


Fig. 282. Querschnitt des Holzes einer Linde (Tilia platyphyllos); *st* die Markstrahlen, *a p* Risse durch Austrocknung entstanden. — *i* Seite des schwächsten, *a* des stärksten Dickenwachsthums.

in einer äußerst schmalen Zone des Umfanges, nämlich im Cambium, stattfindet, wogegen bei ähnlichen Vorkommnissen an Vegetationspunkten die ganze embryonale Gewebemasse mit ihren Anti- und Periklinen im Wachsthum begriffen ist.

Bisher haben wir die Zellennetze nur als Flächengebilde aufgefasst, die Anti- und Periklinen als einfache Linien. Geben wir diesen Flächengebilden eine gewisse Dicke, so ändert sich dabei nichts Wesentliches, die bloßen Areolen unserer Figuren verhalten sich dann, wie die Steinchen eines Mosaikbildes, es sind wirkliche körperliche Zellen. Ganz anders jedoch, wenn es sich bei unseren bisher betrachteten Figuren darum handelt, sie als Längs- oder Querschnitte von ellipsoidischen oder kugelförmigen Körpern aufzufassen, oder wenn gar das Organ etwa die Gestalt einer Linse oder eines zusammengedrückten Ellipsoids u. dgl. besitzt. Es muss jedoch bei dem hier gestatteten Raum dem Leser überlassen bleiben, sich in die fraglichen Verhältnisse hineinzudenken. Nur auf den einen Fall will ich, da er überaus häufig vorkommt, hinweisen, dass wenn ein ellipsoidischer oder kugelförmiger oder ungefähr so geformter Körper sich theilt, regelmäßig drei Wandrichtungen, die senkrecht sich durchschneiden, zum Vorschein kommen, nämlich so, dass der Körper zuerst durch eine Wand in

ei gewöhnlich gleiche Hälften zerfällt, deren jede durch eine darauf htwinklig stehende halbirt wird, worauf eine mit der ersten und zweiten ıtwinklig gekreuzte Wand das Ganze in acht Oktanten zerlegt, in deren em nun anti- und perikline Zellwände auftreten, so dass Quer- und gsschnitte Bilder liefern, wie wir sie bisher betrachtet haben. Dabei es, wie schon erwähnt, gleichgiltig, ob es sich um ein Haarköpfchen, um n Embryo, um ein Antheridium oder sonst ein Organ handelt. Beispielsse stellt Fig. 283 einen medianen Längsschnitt, aber freilich in ziemlich k schematisirter Form einem aus der behteten Eizelle entstanen Embryo eines Farnıtes dar. Man erkennt rt die Anti- und Perien, wie wir sie in erem Schema für eine tische Scheibe conirt haben, wieder, belers in den mit *A a* und bezeichneten Wänden. jedoch eine Vorstelvon dem wahren Sachıalt in diesem Fall zu gewinnen, mussten wir uns vorstellen, dass die r um die lange Axe der Ellipse eine volle Umdrehung gemacht und so n ellipsoidischen Raum abgegrenzt habe. Unsere Zeichnung versinnlicht ınn nur einen medianen Längsschnitt dieses Ellipsoides, dessen gesamm-Zellenbau man erst dann erkennen würde, wenn man dasselbe auch oben, von unten, von hinten und von vorn besichtigte. Vor Allem de man dann finden, dass das ganze Ellipsoid auch in der Papierebene Figur durch eine Wand vollständig getheilt ist, dass also nicht bloß vier lranten, wie unsere Figur zeigt, sondern acht Oktanten vorhanden sind; dem dieser Oktanten ist nun zunächst eine Antikline *A* ungefähr von Gestalt eines Uhrglases entstanden oder, da unserer Construktion gemäß Antiklinen *A* Hyperbeln sind, würde in dem Körper des Embryos jede Wände *A* eine Hyperbelfläche darstellen und ebenso würden die Perin *P* und *p* Stücke von ellipsoidischen Flächen repräsentiren. Das ere Wachsthum, die Organbildung an unserem Embryo, wird nun aber h die in den Oktanten entstandenen Zellen *b*, *st*, *w* fortgesetzt. In den en unteren Oktanten links sind gleichmäßig zwei Zellen wie *st* entstanes sind die sogenannten Scheitelzellen, von denen aber nur die eine em weiteren Wachsthum sich betheiligt und den Stammscheitel des n Farnkrauts darstellt; diese Stammscheitelzelle hat die Form eines eders (vgl. oben Fig. 269), in welchem, mit dem Wachsthum fort-

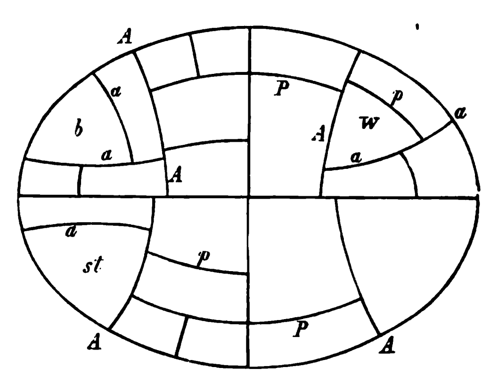


Fig. 283.

schreitend, immer wieder parallel zu den Antiklinen neue Theilungswänd auftreten. Dasselbe geschieht auch in der Scheitelzelle der ersten Wurz *w*, wo aber auch, außer den antiklinen Segmentirungen parallel mit *A* un *a*, perikline Wände *p* zur Bildung der Wurzelhaube abgeschnitten werde Der Anlage nach sind eigentlich auch zwei solche Wurzelanfänge in de rechts oben liegenden Oktanten vorhanden, aber nur in einem derselbe kommt es zur wirklichen Wurzelbildung. — Die Scheitelzelle *b* vereinig sich mit der entsprechenden des daneben liegenden Oktanten zur Bildun des ersten Blattes am Farnembryo.

Wir lernen hier eine neue Beziehung der Zelltheilung zum Wachsthun kennen; man bemerkt aus dem Gesagten, dass gewisse durch das allgemeine Zelltheilungsgesetz im Embryo voraus bestimmte Zellen als die Anfänge der neuen Organe des Stammes (*st*), der Wurzel (*w*) und des ersten Blattes (*b*) sich zu erkennen geben und betreffs der Scheitelzellen *st* und *w*, welche, wie erwähnt, tetraedrische Gestalt haben, mag bei dieser Gelegenheit die wichtige Thatsache hervorgehoben werden, dass die Entstehung dieser Scheitelzellen eine nothwendige Folge des in dem Embryo herrschenden Zelltheilungsgesetzes ist. Diese Bemerkung hat deshalb Werth, wei man bis zum Erscheinen meiner Untersuchung über die Zellenanordnung glaubte, dass das ursächliche Verhältniss ein ganz anderes sei; man ging sogar soweit, die befruchtete Eizelle selbst als die erste Scheitelzelle des Stammes zu betrachten, wie denn überhaupt bis dahin den Scheitelzellen welche sich in den Vegetationspunkten vieler Kryptogamen vorfinden, eine ganz ungebührlich große Bedeutung beigelegt wurde, was im Weiteren noch mehr einleuchten wird.

Schwieriger als in den bisher betrachteten Fällen gestaltet sich das Verhältniss der Beziehung zwischen Wachsthum und Zelltheilung an den Vegetationspunkten der Sprosse und Wurzeln, aber auch hier ist es mir gelungen, mit Zugrundelegung der am Eingang dieser Vorlesung dargelegten Grundsätze den Sachverhalt klar zu legen, nachdem Hunderte sorgfältiger Arbeiten über die Zellnetze der Vegetationspunkte ein zwar dankenswerthes, aber keineswegs verständliches Material geliefert hatten. Geradeso wie die bisher betrachteten, noch ganz aus embryonaler Substanz bestehenden Organe zeigen auch die Vegetationspunkte der Wurzeln und Sprosse auf richtig geführten Längs- und Querschnitten charakteristische Zellwandnetze oder Zellenanordnungen, die überall auch bei den verschiedensten Pflanzenarten typisch übereinstimmen, was im Wesentlichen darauf beruht, dass auch die embryonale Substanz der Vegetationspunkte, indem sie überall durch Einlagerung an Volumen zunimmt, durch Zellwände gekammert und gefächert wird, welche einander rechtwinklig schneiden. Der Längsschnitt eines Vegetationspunktes lässt jederzeit ein System von Periklinen erkennen, welches durch Antiklinen, die ihrerseits die orthogonalen Trajektorien jener darstellen, geschnitten wird. Haben wir es dabei mit Vege-

ationspunkten flächenförmiger Gebilde zu thun, so sind auch nur diese beiden Systeme von Zellwänden vorhanden; ist dagegen der Vegetationspunkt halbkugelig oder kegelförmig oder sonst ähnlich gestaltet, also nicht bloß flächenförmig, sondern körperlich gebildet, so ist noch ein drittes System von Zellwänden vorhanden, nämlich Längswände, welche von der Längsaxe des Vegetationspunktes aus radial nach außen verlaufen.

Es wird jedoch zur Erleichterung des Verständnisses beitragen, wenn wir auch hier wieder unsere weiteren Betrachtungen an ein nach bestimmten Grundsätzen, aber willkürlich construirtes Schema anknüpfen und zunächst für dasselbe nur die Flächenansicht eines Längsschnittes durch einen Vegetationspunkt zu Grunde legen. Halten wir uns hierbei an unsere Fig. 284 deren Umriss EE dem Längsschnitt eines kegelförmigen Vegeta-

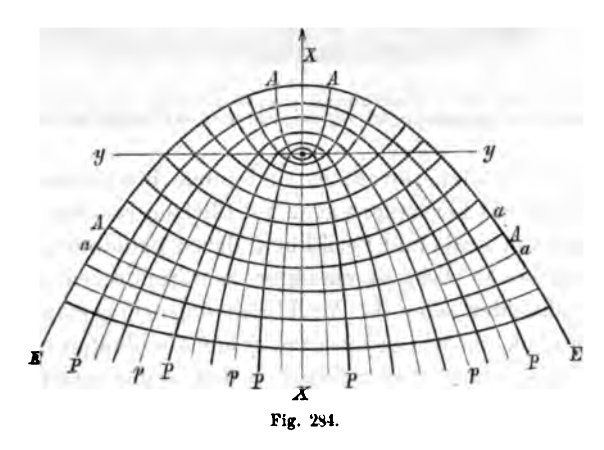


Fig. 284.

tionspunktes entspricht, und setzen wir voraus, dass dieser Umriss, wie es auch häufig in der Natur nahezu eintrifft, die Form einer Parabel habe und dass die Fächerung des Raumes, den die embryonale Substanz des Vegetationspunktes erfüllt, wieder in der Art stattfinde, dass anti- und perikline Wände einander rechtwinklig schneiden. Unter dieser Voraussetzung kann man nun nach einem bekannten Lehrsatz der Geometrie das Zellennetz in unserer Fig. 284 construiren: vorausgesetzt, dass xx die Axe und yy die Richtung des Parameters ist, sind alle die mit Pp bezeichneten Periklinen eine Schaar von confokalen Parabeln. Ebenso sind alle Antiklinen Aa eine Schaar confokaler Parabeln, welche Brennpunkt und Axe mit den vorigen gemeinschaftlich haben, aber in der entgegengesetzten Richtung verlaufen. Zwei solche Systeme confokaler Parabeln schneiden einander überall rechtwinklig.

Sehen wir nun nach, ob ein medianer Längsschnitt durch einen vorgewölbten, ungefähr parabolisch geformten Vegetationspunkt ein Zellennetz darbietet, welches in den wesentlichen Eigenschaften mit unserem geometrisch construirten Schema übereinstimmt, da finden wir z. B. am Vegeta-

tionspunkt der Edeltanne in Fig. 285 sofort die entsprechende innere St
tur, wenn man nur beachtet, dass in unserer Figur die beiden Vorwölbu

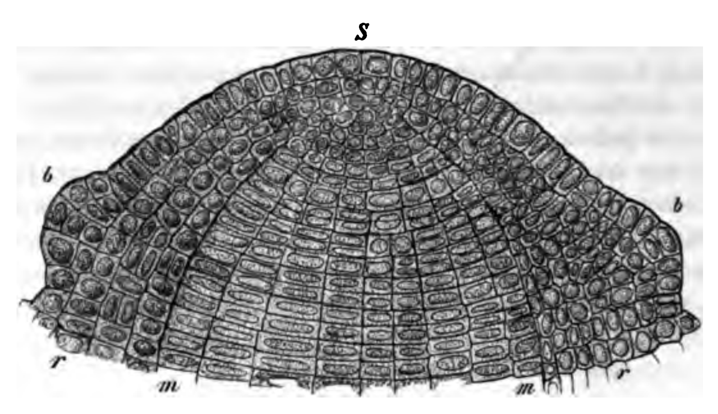


Fig. 285. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer Winterknospe der Edeltanne (Abies pec
ungefähr 200mal vergr. — *s* der Scheitel des Vegetationspunktes, *b b* jüngste Blätter, *r* Rinde, *m*

bb das Bild einigermaßen stören; es sind junge Blattanlagen, welche
dem Vegetationspunkt hervorsprossen. Im Übrigen erkennt man sofor
beiden Systeme von Anti- und Periklinen, deren Krümmungen kaum e
Zweifel darüber lassen, dass sie einander, wie in unserem obigen Sch
rechtwinklig schneiden oder die Antiklinen die orthogonalen Trajekt
der Periklinen sind. So wie in unserem Schema umlaufen auch nur e
wenige Periklinen unter dem Scheitel *S* den gemeinschaftlichen Br
punkt aller Parabeln, die andern reichen von unten herkommend nu
in die Nähe des Brennpunktes, d. h. mit anderen Worten: die entsprec
den Zelltheilungen finden immer erst dann statt, wenn die Periklinen u
halb des Krümmungscentrums sich weit genug von einander entfernt h
so dass neue Periklinen zwischen ihnen eingeschaltet werden müssen;
ganz dasselbe gilt von den Antiklinen *Aa*. Man bemerkt leicht an uns
Schema Fig. 284, dass um den gemeinschaftlichen Brennpunkt aller
und Periklinen herum die Krümmungen der Construktionslinien beso
kräftig sind.

Viele Hunderte von medianen Längsschnitten durch Vegetationsp
von Sprossen und Wurzeln, welche die verschiedensten Beobachte
zeichnet haben, ohne auch nur im entferntesten das zu Grunde lie
Princip zu kennen, entsprechen der von mir gegebenen Constructio
beweisen die Richtigkeit ihres Princips und was noch mehr sagen will
diese Beobachtungen wurden unter zwei falschen Voraussetzungen gem
nämlich 1) dass das Wachsthum, d. h. die Volumenzunahme, vorwiegen
Scheitel der Vegetationspunkte stattfinde und 2) dass die Zelltheilu
eine wesentliche Ursache des Wachsthums seien. Dass letzteres u
gründet ist, wurde schon oben betont und dass gerade die Scheitelr

›getationspunktes diejenige des langsamsten Wachsthums, der schwäch-
Volumenzunahme ist, habe ich durch Betrachtungen verschiedener Art
elegt, deren Angabe hier jedoch zu weit führen würde. Nur das sei
ınt, dass die bloße Betrachtung des Zellnetzes am Vegetationspunkt,
erlauf der Anti- und Periklinen klarste Auskunft darüber giebt, dass
Vachsthum am Scheitel selbst kleiner sein muss als an irgend einem
r rückwärts gelegenen Punkt; man braucht sich nur zu denken, dass
serem Schema Fig. 284 das Wachsthum d. h. die Masseneinlagerung
Umgegend des Brennpunktes der Anti- und Periklinen stärker sei
›iter abwärts, so müsste nach den dargelegten Grundsätzen das Zell-
›ine ganz andere Form annehmen, d. h. der Verlauf der Anti- und
inen müsste ein wesentlich anderer werden.

Vielleicht wird dem Leser diese wichtige und früher immer falsch auf-
te Beziehung hinreichend klar einleuchten, wenn wir auch hier
›r eine willkürliche Construktion zu Grunde legen. Wir nehmen an,
n unserer Fig. 286 das untere Bild eine quadratische aus 36 Zellen

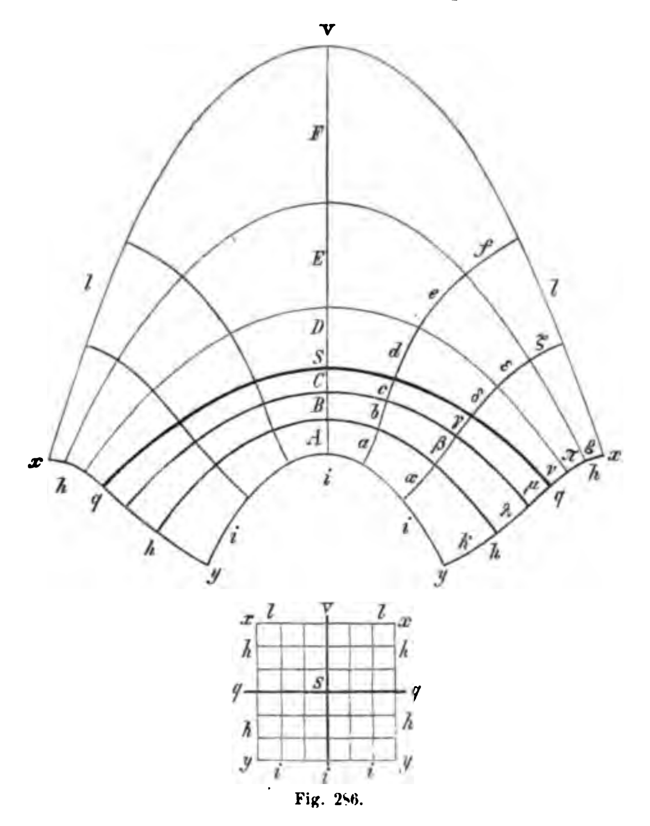


Fig. 286.

ıende Fläche darstellt und zur besseren Orientirung sind die Linien
d *vi* stärker ausgezogen. Wir stellen uns nun vor, dass diese 36 Zellen

als ein Ganzes zu wachsen beginnen und dass daraus die obere Figur entsteht. Die Linie *vi* repräsentirt dabei die Längsaxe oder Wachsthumsaxe, welche die ganze Figur in beiden Fällen symmetrisch theilt. Die Linie *qq* dagegen soll uns die Grenze zwischen zwei verschiedenen Wachsthumsformen in unserem Zellnetz darstellen; bei den unterhalb *qsq* liegenden Zellen hat das Wachsthum so stattgefunden, wie in unserem vorhin betrachteten Vegetationspunkt: die Linien *yy*, *hh* bilden confokale Parabeln. Dagegen hat das Wachsthum oberhalb der Linie *qsq* so stattgefunden, wie man früher die Sache sich vorstellte, nämlich das Längenwachsthum ist hier am Scheitel das stärkste gewesen. Man sieht nun sofort, dass dabei ein ganz anderes Zellnetz entsteht, dass die Periklinen und Antiklinen ganz andere Richtungen einschlagen als am Scheitel eines gewöhnlichen Vegetationspunktes. Bei letzterem werden die zwischen den Periklinen eingeschalteten Stücke $\lambda\beta b$ und B in der angegebenen Richtung kleiner; oberhalb der Linie *qq* nehmen dagegen die zwischen den Periklinen eingeschalteten Stücke $\pi\varepsilon e E$ in der angegebenen Reihenfolge an Länge zu.

Was wir aber an diesem Schema willkürlich construirt haben, findet sich faktisch an vielen Wurzeln von Gefäßpflanzen, wie Fig. 287 zeigt. Der Vegetationspunkt des Wurzelkörpers, dessen Umriss hier durch die Linie *KKK* bezeichnet ist, bietet uns das Zellnetz wie in unserem Schema Fig. 284 und entsprechend dem in Fig. 286 unterhalb *qsq* liegenden Theil. Dagegen ist die mit dem Umriss *hhh* bezeichnete Gewebemasse die Wurzelhaube und man erkennt sofort, dass dieselbe demjenigen Wachsthumsmodus entspricht, welcher in unserer Fig. 286 oberhalb der Linie *qsq* dargestellt ist.

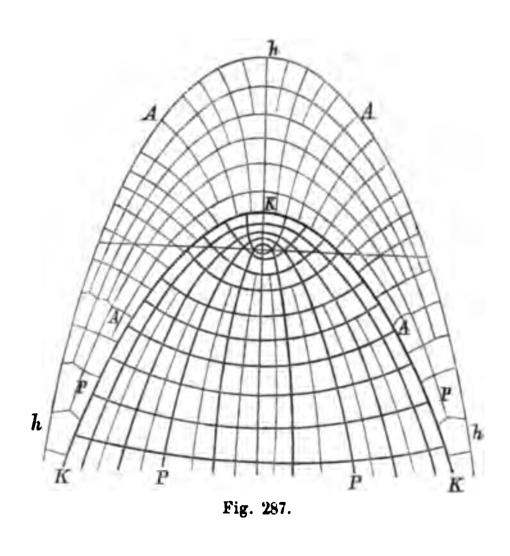


Fig. 287.

Übrigens ist eine derartige Sonderung zwischen dem Vegetationspunkt der Wurzel und ihrer Haube nicht bei allen echten Wurzeln vorhanden; es können ganz andere Wachsthumsvertheilungen an der Wurzelspitze und dementsprechend auch ganz andere Zellwandnetze auftreten.

Diejenige Vertheilung des Wachsthums aber, bei welcher die Masseneinlagerung nach dem Scheitel hin und zugleich nach der Längsaxe hin zunimmt, durch welche, wie wir gesehen haben, ein fächerförmiges Ausstrahlen der Antiklinen bedingt ist, findet sich nicht bloß bei Wurzel-

hauben, sondern auch in vielen anderen Fällen, speciell z. B. bei dem Wachsthum sehr junger Samenknospen und unsere Fig. 288 mag schließlich noch einmal ein einfaches Schema für das Zellwandnetz, den Verlauf der Anti- und Periklinen in einem solchen Fall geben, es muss aber dem Leser überlassen bleiben, sich vorzustellen, wie aus den beiden Zellreihen in *A* durch die entsprechenden Wachsthumsvorgänge und nachfolgenden Zelltheilungen das Bild *B* entstanden ist, wobei man nur darauf zu achten hat, dass die mit *a* und *b*, sowie die mit 1, 2, 3, 4 bezeichneten Wände in beiden Figuren dieselben sind.

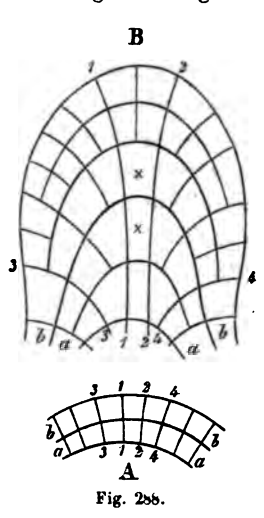


Fig. 288.

Schließlich noch die Bemerkung, dass die zuerst am Vegetationspunkt beschriebene Zellenanordnung als die confokale, die zuletzt betrachtete als die coaxiale oder auch fächerförmige bezeichnet werden kann und dass junge Organe von gleicher äußerer Form bald das eine, bald das andere Bild darbieten, d. h. mit anderen Worten: die Masseneinlagerung im Innern eines Organs kann dem einen oder anderen Typus entsprechen, während die äußere Form des Organs dieselbe ist.

Kehren wir nun nochmals zurück zu dem parabolisch ausgewölbten Vegetationspunkt, von dessen Betrachtung wir vorhin ausgegangen sind und dessen medianer Längsschnitt hier nochmals vergegenwärtigt ist, so können

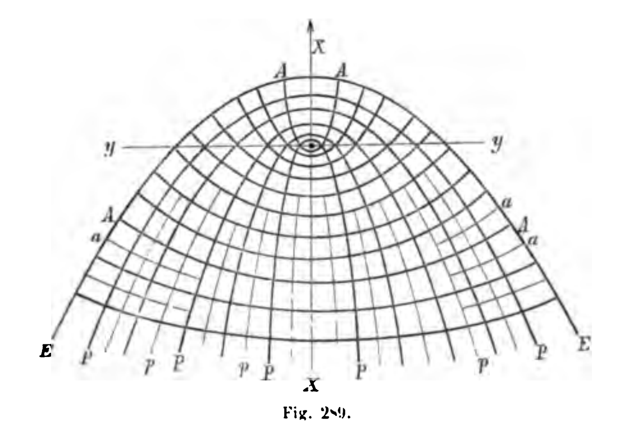


Fig. 289.

nunmehr noch annehmen, die von der Linie *EE* eingefasste Figur habe eine volle Umdrehung um die Längsaxe *XX* gemacht. Man begreift, dass

dann auch jede der periklinen und antiklinen Linien eine parabolische Fläche beschrieben haben muss und wenn wir den so entstandenen Körper uns vergegenwärtigen, so besteht er aus einer größeren Zahl von auf einander liegenden uhrglasähnlichen Schichten, deren Krümmung aber nach oben zunimmt; es sind die Schichten, deren vertikale Schnitte durch die antiklinen Linien *Aa* unseres Schemas dargestellt sind. Da jedoch bei der vorausgesetzten Drehung um die Längsaxe *XX* auch jede der periklinen Linien *Pp* eine parabolische Fläche beschrieben hat, so sind jene uhrglasförmigen Schichten dementsprechend in Ringe eingetheilt, welche die Längsaxe *XX* concentrisch umlaufen. Damit nun diese concentrischen Ringe der Aufgabe gemäß in ungefähr cubische Zellen zerfallen, müssen wir uns noch ein System von Zellwänden eingeschaltet denken, welche von der Längsaxe *XX* aus in radialen Richtungen nach der Oberfläche *EE* des Vegetationspunktes hin ausstrahlen. Dies sind die radialen Längswände, von denen jedoch nur vier einander kreuzende in der Längsaxe *XX* zusammentreffen können, die anderen beginnen erst weiter nach außen und würden unserer Construktion gemäß ungefähr denselben Verlauf zeigen wie die Markstrahlen auf dem Querschnitt eines Holzkörpers. Oder mit anderen Worten: der Querschnitt eines paraboloidisch geformten Vegetationspunktes zeigt concentrische Zellenschichten, welche zugleich radiale Reihen, die sich auswärts mehr und mehr spalten, erkennen lassen.

Derartige Vegetationspunkte kommen nun wirklich vielfach vor, sowohl an Wurzeln wie an Sprossen. Sie können aber auch ganz anders geformt sein, zunächst so, dass zwei auf einander folgende rechtwinklig stehende Längsschnitte verschiedenen Durchmesser oder Parameter haben, d. h. der betreffende Vegetationspunkt erscheint nach der einen Seite zusammengedrückt, nach der anderen verbreitert und dementsprechend würde dann auch das von den antiklinen und periklinen Wänden dargestellte Netzwerk verschiedene Formen darbieten. Indes muss ich mich auch hier mit dieser Andeutung begnügen.

Bei einer größeren Zahl von Algen und den meisten Lebermoosen, allen Laubmoosen, Equiseten, Farnen und Selaginellen findet man am Scheitel des Vegetationspunktes der Sprosse und Wurzeln eine gewöhnlich auch durch ihre Größe und Form charakterisirte Zelle, welche die eigentliche Scheitelregion des Vegetationspunktes einnimmt und bei deren wiederholten Zweitheilungen, indem sie selber weiter wächst, in bestimmter Reihenfolge Tochterzellen abgeschnitten werden, aus deren weiterem Wachsthum und wiederholten Zelltheilungen das gesammte Gewebe des betreffenden Vegetationspunktes entsteht. Diese von der Scheitelzelle abgeschnittenen Tochterzellen werden als Segmente bezeichnet und NAEGELI, der diese wichtige Thatsache 1845 zuerst beschrieb, zeigte, wie aus den Segmenten einer Scheitelzelle alle Gewebezellen nicht nur des Vegetationspunktes, sondern auch durch diese vermittelt, alle später auftretenden

Zellen als Nachkommen in bestimmter zeitlicher und räumlicher Reihenfolge aufgefasst werden können. Mehr als 30 Jahre lang sind die sorgfältigsten Untersuchungen dem Studium dieser Thatsache gewidmet gewesen, und schon deshalb ist es nöthig, uns mit derselben hier etwas näher zu beschäftigen, speciell auch deshalb, weil dabei schwere Irrthümer über das Verhältniss zwischen Wachsthum und Zelltheilung mit untergelaufen sind — rrthümer, welche die gesammte Lehre vom Wachsthum in ihrer Entwickung aufgehalten haben. Zunächst aber ist es nöthig, den Leser mit den Thatsachen bekannt zu machen.

Wenn ein Algen- oder Pilzfaden in die Länge wächst, so geschieht dies gewöhnlich, aber keineswegs immer (z. B. nicht bei Spirogyra u. a. Conjuaten), in der Art, dass nur am Ende des Fadens, welches den Vegetationsunkt repräsentirt, Quertheilungen stattfinden; die allein fortwachsende und sich theilende am Ende liegende Zelle kann als Scheitelzelle bezeichnet verden und eine solche findet sich auch am Ende der Wurzelfäden der aubmoose und Characeen, wo aber die Querwände schief gestellt sind. Auffallender und charakteristischer tritt die Bedeutung der Scheitelzelle hervor, wenn die aus ihr entspringenden Theilungsprodukte oder Segmente elbst nicht nur weiter wachsen, sondern auch wesentliche Formveränderungen und dementsprechende Zelltheilungen erfahren, wie es bei vielen Algen, besonders auch bei den Characeen der Fall ist, für welch' letztere unsere Fig. 290 als Schema dienen mag. Die mit *v* bezeichnete Zelle am Ende des Sprosses ist in diesem Fall die Scheitelzelle, aus welcher durch Segmentbildung, Wachsthum und weitere Theilung der Segmente alle Organe und Gewebezellen dieser Pflanze abgeleitet werden können. Jedesmal venn diese Zelle in der Richtung der Längsaxe sich ein wenig verlängert, ritt in ihr eine nach unten gewölbte Querwand auf, eine Antikline; die adurch abgeschnittene Zelle ist das Segment; das letztere wächst nun benfalls in die Länge und im Umfang und wird nach einiger Zeit durch ine nach oben gewölbte Querwand in zwei Zellen zerlegt, nämlich in eine bere, welche die Form einer biconcaven und in eine untere, welche die orm einer biconvexen Linse besitzt. Das Wachsthum und die weiteren chicksale dieser beiden Tochterzellen des Segments sind in diesem Fall n wesentlich verschieden: die Aufgabe der unten liegenden biconvexen lle besteht fortan wesentlich darin, kräftig in die Länge zu wachsen, ohne bei weitere Theilungen zu erfahren; unsere Figur zeigt, wie diese Zelle ch und nach die Formen *i'*, *i''*, *i'''*, *i''''* annimmt und wie aus zahlreichen rartigen Zellen die Längsaxe des Sprosses entsteht. Die biconcave Tochterle des Systems dagegen erfährt schon frühzeitig vertikal gerichtete Theiigen und verwandelt sich, indem sie vorwiegend in der Querrichtung, r sehr wenig in der Längsrichtung des Sprosses wächst, in eine aus Zellen tehende Scheibe oder in einen sogenannten Knoten. Gewisse am Rand ser Scheibe liegende Zellen wachsen nun nach außen und wölben sich

dabei aufwärts (b'); diese Auswüchse entwickeln sich dann weiter z
Blättern b'', b''', b'''' und später entstehen durch Auswachsen beso

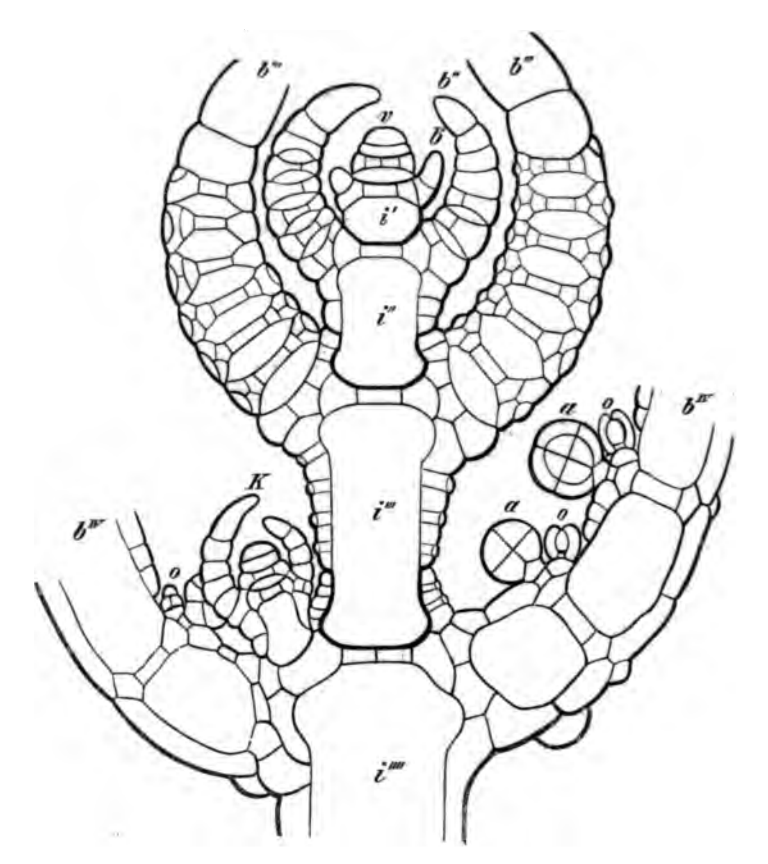


Fig. 290. Gipfel eines Sprosses von Chara im Längsschnitt.

Zellen am Knoten Seitensprosse wie K und aus den Blättern selbs
schlechtsorgane a und o. Was aus einem Segment der Scheitelzelle
das angedeutete Wachsthum und die demselben folgenden Zelltheil
entstehen kann, wird am besten einleuchten, wenn man beachtet
immer die mit i und b gleichmäßig bezeichneten und von einer
Contour umgebenen Theile aus einem Segment hervorgegangen sin
wäre für unseren Zweck zu zeitraubend nachzuweisen, wie aus d
sprünglich biconcaven Knotenzelle in einer ganz bestimmten Reihe
dem früher dargelegten Gesetz der Zelltheilung entsprechend nac
nach all' die verschiedenen Zellen im Gewebe dieser Organe entstehe
wie dieselben schließlich durch Streckung ihre Form wesentlich verä
und an Größe beträchtlich zunehmen.

Ihrer Einfachheit und leichten Verständlichkeit wegen mag noch Fig. 291 betreffs der Scheitelzelle und ihrer Segmentirung ins Auge gefasst werden. Dieselbe stellt den Vegetationspunkt einer Alge, Dictyota, dar, der soeben durch sogenannte Dichotomie in zwei gleichartige Vegetationspunkte *a* und *b*, sich gespalten hat; in *a* sehen wir die Scheitelzelle entsprechend der flachgewölbten Form des bandartig dünnen Sprosses in Gestalt einer biconvexen Linse, aus welcher, nachdem sie in Richtung der Sprossaxe sich

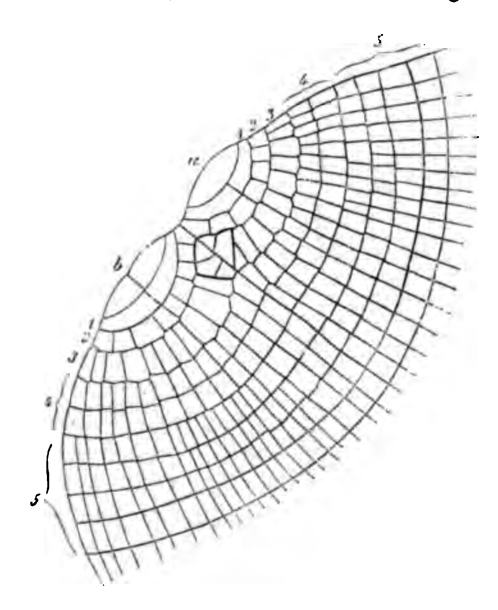


Fig. 291. Ende eines bandförmig flachen Sprosses der Alge Dictyota.

ein wenig verlängert hatte, das Segment 1 entstanden ist und dieses ist bereits durch eine mediane Längswand in zwei gleiche Hälften getheilt worden. Die mit 2, 3, 4, 5 bezeichneten Gewebecomplexe sind ältere Segmente der Scheitelzelle, in welchen nach und nach, indem sie sowohl in die Länge als Breite gewachsen sind, auch immer zahlreichere anti- und perikline Theilungen stattgefunden haben und auch hier ist leicht zu erkennen, wie aus den Segmenten der Scheitelzelle die gesammte Gewebemasse des Sprosses entsteht. — Bei *b* ist in der Scheitelzelle selbst eine Längswand entstanden, womit der Anfang zu einer dichotomischen Verzweigung dieses selbst aus einer Dichotomie hervorgegangenen Vegetationspunktes gegeben ist; im Übrigen aber herrschen dieselben Verhältnisse wie vorhin und man bemerkt zugleich in der Figur, wie die beiden Vegetationspunkte *a* und *b* weiter rückwärts durch die Antiklinen ihren Ursprung aus einer früheren Dichotomie erkennen lassen.

In den beiden näher betrachteten Fällen werden die Segmente von der Scheitelzelle durch einfache Querwände abgeschnitten; dagegen mag

Fig. 292 ein Beispiel für den Fall liefern, wie von einer Scheitelzelle an einem flachen Organ (Blatt des Farnkrautes Ceratopteris) die Scheitelzelle *S* durch successive nach rechts und links schief gestellte Theilungswände segmentirt wird, wobei also zwei Reihen von Segmenten entstehen, aus deren weiterem Wachsthum und entsprechenden Zelltheilungen das gesammte Gewebe des Blattes entsteht: die dick ausgezogenen Linien unserer Figur sind die älter gewordenen Segmentwände der Scheitelzelle und man bemerkt von dieser aus rückwärts gehend, wie die Flächenräume der Segmente ihrem Alter entsprechend größer geworden und durch anti- und perikline Zellwände getheilt worden sind. Bei *L* wölbt sich ein seitlicher Blattlappen hervor, der, wie man leicht bemerkt, zweien verschiedenen Segmenten angehört und da in diesen bereits antikline Wände in größerer Zahl vorhanden sind, welche fächerförmig in den Lappen ausstrahlend von dem Gesammtwachsthum desselben mitgenommen werden, so kommt es hier auch nicht zur Bildung einer Scheitelzelle.

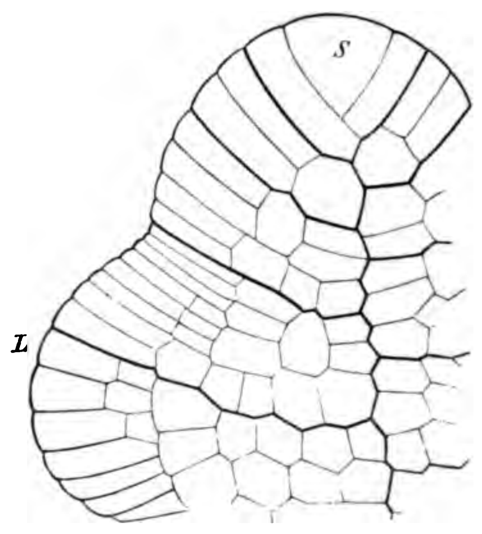
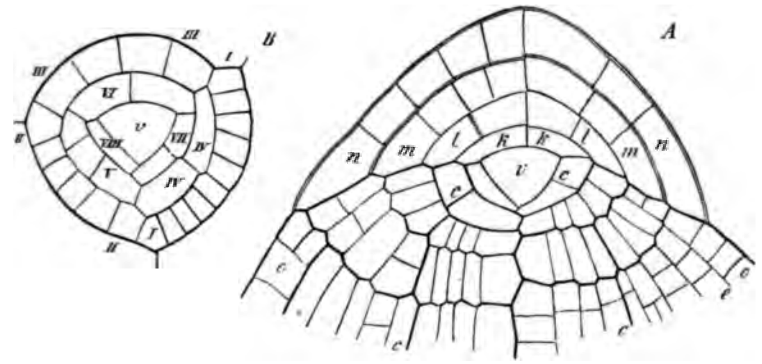


Fig. 292. Junges Blatt von Ceratopteris nach KNY.

Solche zweireihig segmentirte Scheitelzellen finden sich oft bei flachen Organen, bei Blättern und flachen Sprossaxen, wie denen mancher Algen, Lebermoose und bei manchen dorsiventralen Sprossaxen von Gefäßpflanzen z. B. bei manchen Farnkräutern und allen Selaginellen. Bei Vegetationspunkten von kreisrundem Querschnitt und aufrechtem Wuchs, ganz besonders auch bei den echten Wurzeln der Gefäßkryptogamen findet man dagegen am Scheitel des Vegetationspunktes eine Scheitelzelle, welche nach drei Seiten hin Segmente absondert, was mit Bestimmtheit allerdings nur dann erkannt wird, wenn man die Scheitelzelle von oben her oder im Querschnitt betrachtet; denn im Längsschnitt gesehen, würde eine solche tetraedrisch geformte Scheitelzelle einen ganz ähnlichen Anblick darbieten, wie die vorhin betrachtete zweireihig segmentirte. Dieses Verhalten wird aus der Betrachtung unserer Fig. 293 hervorgehen, welche in *A* den Längsschnitt, in *B* die obere Ansicht der Scheitelregion am Vegetationspunkt einer Farnwurzel darstellt, wo *v* jedesmal die Scheitelzelle bedeutet. In Fig. *B* geben die Ziffern *I*—*VIII* die Querschnittsansichten der concentrischen Segmente der Scheitelzelle *v* an.

elche im Längsschnitt A an ihren dicker contourirten Wänden zu er-
nnen sind. Allein in diesem Fall tritt noch eine weitere Complikation



293. Scheitelregion von Farnwurzeln: *A* Längsschnitt durch das Wurzelende von *Pteris hastata;* Querschnitt durch die Scheitelzelle und umliegenden Segmente der Wurzel von *Asplenium filix femina* (nach NAEGELI und LEITGEB).

zu, weil wir es hier mit einer Wurzel und dementsprechend auch mit
ler Wurzelhaube zu thun haben. Diese letztere ist in Fig. 293 A durch
Buchstaben $k\,l\,m\,n$ bezeichnet und die kappenförmig über einander
genden Schichten derselben sind im Grunde ebenfalls Segmente der
heitelzelle v, welche durch Quertheilungen derselben successive ent-
nden und dann gewachsen sind. Bei einem Sprossvegetationspunkt mit
raedrischer Scheitelzelle würden diese Kappen $k\,l\,m\,n$ fehlen. Es ist
ht ganz leicht einzusehen, dass auch derartige tetraedrische Scheitel-
len sich dem Gesetz der rechtwinkligen Schneidung der Theilungs-
inde unterordnen und selbst die hervorragendsten Beobachter auf diesem
wierigen Gebiet haben sich Jahrzehnte lang dem Irrthum hingegeben,
s die Segmentwände einer tetraedrischen Scheitelzelle, weil dies nach
r Querschnittsansicht so scheint und weil diese ein gleichseitiges Dreieck
stellt, einander unter Winkeln
1 60° schneiden. Ich habe jedoch
eigt, dass eine solche Scheitelzelle
htig aufgefasst wird, wenn man
denkt, es sei von einem Würfel
e Körperecke so abgeschnitten
rden, dass die dreieckigen in der
e zusammentreffenden Flächen-
cke einander gleich sind, wobei
och noch hinzuzufügen ist, dass
vier begrenzenden Flächen nach
wärts gewölbt sind, wie unsere
. 294 an den Linien abc zeigt. Dieselbe stellt die Oberansicht einer
aedrischen Scheitelzelle dar und die Wände de, fg, hk sind die succes-

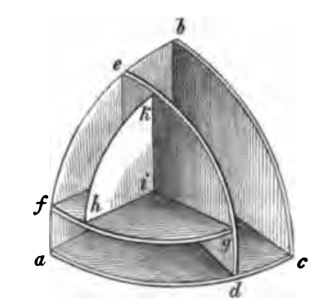


Fig. 294.

sive auftretenden Segmentirungen in derselben, *i* bezeichnet die Körperecke in welcher sich die jedesmal drei jüngsten Segmentwände schneiden. — Unsere vorausgehende Fig. 293 zeigt nun in der Hauptsache auch für diese Fall, wie aus den Segmenten einer derartigen Scheitelzelle das gesammt Gewebe des betreffenden Organs durch auf einander folgende Zelltheilunge entsteht.

Die Segmentwände von zwei- und dreiseitigen Scheitelzellen sind i Grunde weiter nichts als Antiklinen und die später in den Segmenten auf tretenden weiteren Theilungswände sind bald antikline, bald perikline, s dass die Segmente ganz ähnlich, wie wir es früher schon gesehen haben, in ein aus orthogonalen Trajektorien bestehendes Wandnetz zerfallen.

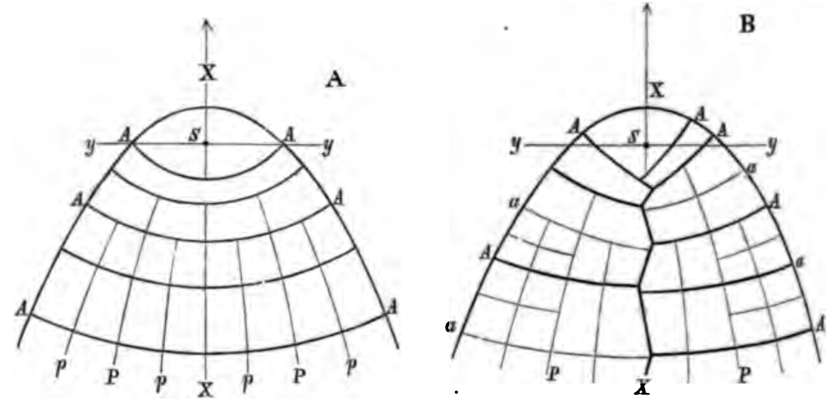


Fig. 295.

Nur insofern tritt hier eine leichte Abänderung des in Fig. 289 gegebenen Schemas ein, als die betreffenden Antiklinen Fig. 295 *A a* nicht sofort den ganzen Scheitelraum quer durchschneiden, sondern von zwei oder drei Seiten her auf einander treffen; unsere Fig. 295 *B* zeigt jedoch, wie jede der antiklinen Segmentwände später durch ein neu auftretendes Stück zu einer vollständigen Antikline *A a* vervollständigt wird. Der Unterschied, um den es sich handelt, wird aus der Vergleichung der beiden Figuren *A* und *B* von selbst einleuchten. Da ferner tetraedrische Scheitelzellen nur an körperlichen, im Querschnitt runden, nicht aber an flachen Vegetationspunkten vorkommen, so treten in den Segmenten außer den Anti- und Periklinen und mit diesen abwechselnd auch radiale Längswände auf.

Da sich aus den Scheitelzellen, wie Naegeli schon 1845 zeigte, das gesammte Gewebe einer Wurzel oder eines Sprosses in genetischer Reihenfolge Wand für Wand fortschreitend ableiten lässt, so entstand nach und nach die Meinung, der ganze Wachsthumsprocess im Vegetationspunkt werde von der Scheitelzelle selbst beherrscht, die wie ein Baumeister durch ihre Segmente Stein um Stein dem Gebäude hinzufügt. Ja es kam soweit, dass man sich ohne jeden Grund dem Glauben hingab, die Scheitelzelle sei sogar

der Ort des raschesten und ausgiebigsten Wachsthums in dem embryonalen Gewebe des Vegetationspunktes. Ich habe bereits in meinen erwähnten Abhandlungen auf das Irrthümliche beider Ansichten hingewiesen: die Scheitelzelle ist, wie auch die entsprechende Scheitelregion der nicht mit einer solchen versehenen Vegetationspunkte vielmehr der Ort des langsamsten Wachsthums und in keinem Raume des Vegetationspunktes finden so selten Zelltheilungen statt, wie die Segmentirungen in der Scheitelzelle; dies kann mit Bestimmtheit aus der Volumenzunahme der successiven Segmente und aus der Zahl der Scheidewände in verschieden alten Segmenten geschlossen werden.

Was aber die Bedeutung der Scheitelzelle als Beherrscherin des gesammten Wachsthums im Vegetationspunkt betrifft, so zeigte ich, dass dieselbe vielmehr nur eine Lücke im Construktionssystem des Vegetationspunktes darstelle, d. h. die Scheitelzelle ist derjenige Ort im embryonalen Gewebe, in welchem sich noch keine Anti- und Periklinen und noch keine radialen Längswände gebildet haben. Um dies zu begreifen, braucht man nur unsere Fig. 295 mit dem früheren Schema Fig. 289 zu vergleichen. Dort laufen einige der Periklinen unterhalb des Scheitels um den Focus continuirlich herum und ebenso ist die oberste Scheitelregion von Antiklinen durchlaufen, so also, dass auch die eigentliche Scheitelregion des Vegetationspunktes von kleinen Areolen oder Zellen eingenommen wird. Bei unserer Fig. 295 *A*, welche eine Scheitelzelle besitzt, hören dagegen die Periklinen sämmtlich in einiger Entfernung vom Scheitel auf; wir brauchen dieselben jedoch nur zu confokalen Parabeln mit dem Focus *S* zu vervollständigen und uns oberhalb der obersten Antikline *A* noch einige schärfer gekrümmte confokale und parabolische Antiklinen eingeschaltet zu denken, so verschwindet der Eindruck einer Scheitelzelle und wir haben einen Vegetationspunkt, wie er sich bei sämmtlichen Phanerogamen und manchen Kryptogamen findet. Oder auch umgekehrt, wir brauchen in unserem Schema Fig. 289 nur die dem Scheitel nächsten Antiklinen und die oberen gekrümmten Stücke der Periklinen wegzudenken, so bekommen wir eine Scheitelzelle, wie in Fig. 295 *A*. Bei zwei- oder dreiseitig segmentirten Scheitelzellen ist das betrachtete Verhalten zwar ein wenig complicirter, aber man bemerkt leicht bei Betrachtung der Fig. 295 *B*, dass wir auch hier durch eine geeignete Vervollständigung der Periklinen *P* im Stande sind, unter Zuhülfenahme einiger Antiklinen die Scheitelzelle in eine kleinzellige Gewebemasse zu verwandeln. In der That kommen entsprechende Verwandlungen der Scheitelzellen, wenn die betreffenden Vegetationspunkte aufhören als solche weiter zu wachsen, wirklich vor, z. B. bei den Vorkeimen mancher Farnkräuter.

Durch diese von mir aufgestellte Deutung der Scheitelzellen gewinnt die Beurtheilung der Bildungsvorgänge im Vegetationspunkt ein allgemeines Princip: während man früher Vegetationspunkte mit und ohne Scheitelzelle

für wesentlich verschieden hielt, sich sogar der Meinung hingab, es müsse eine Scheitelzelle auch bei allen phanerogamen Vegetationspunkten aufgefunden werden, erscheint dagegen bei meiner Auffassung der Sache die Existenz oder das Fehlen einer Scheitelzelle als ein interessantes, aber doch immerhin secundäres Moment im Wachsthum des Vegetationspunktes. Auch der Fall, wie er z. B. an den Wurzeln der Marattiaceen unter den Farnen vorkommt, dass nämlich eine Gruppe von großen Scheitelzellen vorhanden ist, lässt sich auf das angegebene Princip ungezwungen zurückführen. Dagegen ist hervorzuheben, dass Scheitelzellen überhaupt nur dann im hergebrachten Sinne möglich sind, wenn die Peri- und Antiklinen confokale Curvenschaaren darstellen oder kurz bei confokal gebauten Vegetationspunkten. Ist der Vegetationspunkt dagegen mit fächerförmig verlaufenden Antiklinen durchzogen, ist die Volumenzunahme gegen den Scheitel hin am größten, wie oben bei Fig. 288 gezeigt wurde, dann könnte man unter Umständen wohl auch noch in erweitertem Sinne Scheitelzellen annehmen, allein die Schriftsteller haben in diesen Fällen überhaupt nicht von Scheitelzellen geredet und so können auch wir davon absehen. Jedenfalls musste es bei der älteren Auffassungsweise der Scheitelzelle räthselhaft bleiben, warum dieselbe in ihrem Vorkommen und selbst in ihrer Form so außerordentlich wechselt, dass, wie man sich früher ausdrückte, das Wachsthum eines Blattlappens z. B. wie in Fig. 292 durch eine Scheitelzelle, das eines anderen Lappens durch sogenannte bloße Randzellen vermittelt wird. Bei meiner Auffassungsweise der Abhängigkeitsverhältnisse der Zelltheilung vom Wachsthum erscheinen dagegen derartige Fälle durchaus erklärlich.

Flächenförmige Gebilde wie die Sprosse mancher Algen und Lebermoose, manche Blätter zeigen auf einem Vertikalschnitt durch den flachen Gewebekörper oft eine Anordnung der Zellwände, die etwa durch unsere Fig. 296 versinnlicht wird. Eine gewisse Ähnlichkeit des Zellnetzes mit dem eines schlanken Vegetationspunktes mit Scheitelzelle veranlasste die früheren Beobachter, in solchen Fällen einen besonderen Typus anzunehmen; man betrachtete die neben einander liegenden Zellen am Rande als eine Reihe benachbarter Scheitelzellen, was in rein formaler Beziehung ja möglich ist, aber zur Erklärung der Wachsthumsvorgänge nichts weiter beiträgt.

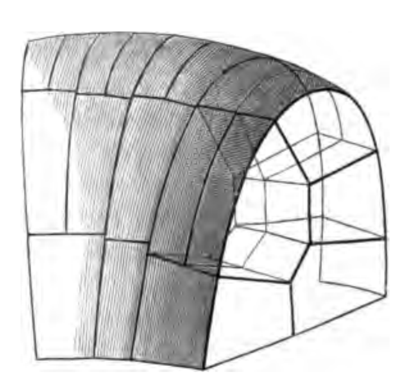


Fig. 296. Ein flacher Gewebekörper mit sogen. Randzellen.

Es muss nun genügen, aus dem reichhaltigen Beobachtungsmaterial das wenige Mitgetheilte hervorgehoben zu haben; eine weitere Ausdehnung dieser Betrachtungen würde ohne Zweifel mehr Geduld voraussetzen, als einem Nichtbotaniker zugemuthet werden darf.

Anmerkungen zur XXVII. Vorlesung.

1) Die ersten und grundlegenden Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wachsthum und Zelltheilung verdanken wir, wie so Vieles des Besten unserer Literatur, den genialen Forschungen NAEGELI's, der mit einer Reihe hierher gehöriger Abhandlungen in seiner mit SCHLEIDEN herausgegebenen »Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik« 1844—1846 eine von zahlreichen Beobachtern in noch zahlreicheren Abhandlungen niedergelegte Literatur eröffnete. Alle Nachfolger NAEGELI's hielten sich jedoch genau an das von ihm aufgestellte Schema, nach welchem auch SCHWENDENER unter Mitwirkung NAEGELI's in dem Buche: »Das Mikroskop« II. Aufl. 1877 p. 544 ff. die Beziehungen zwischen Wachsthum und Zelltheilung noch dargestellt hat.

Die in meiner Vorlesung zur Geltung gebrachten Gesichtspunkte, welche den Anschauungen in Betreff dieses Themas eine ganz andere Wendung gegeben haben, begründete ich in meinen Abhandlungen: »Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen« (Arb. d. bot. Inst. in Wzbg. Bd. II, Heft 1, 1878) und »Über Zellenanordnung und Wachsthum« (ebenda, Heft 2, 1879).

In der erstgenannten Abhandlung pag. 52 suchte ich meine Auffassung der Wachsthumsvorgänge in Vegetationspunkten und anderen embryonalen Gewebemassen dadurch zu präcisiren, dass ich sagte: »Abstrahiren wir einmal von der sogenannten Individualität der Zellen und beachten wir ausschließlich den Verlauf der einander nach drei Richtungen des Raumes durchkreuzenden Schichten, so erhalten wir ein Bild, welches sich mit dem inneren Bau einer stark verdickten Zellwand wohl vergleichen lässt. Die drei Schichtensysteme im Vegetationskegel entsprechen dem System der concentrischen Schichten und den beiden Systemen der sogenannten Streifungen der Zellhaut, wie sie von NAEGELI beschrieben worden sind. Schichtung und Streifung der Zellhaut beruht bekanntlich auf einem regelmäßigen Wechsel von dichterer und minder dichter Substanz nach drei Richtungen des Raumes, welche sich, wie NAEGELI treffend bemerkt, wie die drei Blätterdurchgänge eines Krystalls schneiden. Durch Schichtung und Streifungen wird die Substanz einer Zellhaut in polyedrische Areolen zerlegt, so zwar, dass die drei Systeme dichtester Schichten ein Netzwerk bilden, in dessen Maschen die mindest dichten (wasserreichsten) Areolen eingeschlossen sind. Der Substanz einer dicken Zellhaut ähnlich ist das Urmeristem eines Vegetationskegels gebaut. Die Zellwände, nach drei Richtungen des Raumes einander schneidend, entsprechen den dichtesten Lamellen einer dicken Zellhaut, die Protoplasmakörper der Urmeristemzellen aber den weichen Areolen. Ich will diesen sich ungezwungen darbietenden Vergleich hier nicht weiter verfolgen. sondern nur hervorheben, dass er um so zutreffender wird, je kleiner die Zellen des Urmeristems sind.«

Zwei Jahre nach dieser meiner Äußerung erschien eine Abhandlung von SCHWENDENER: »Über die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajektorischen Curven« (Monatsber. der kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1880), worin er die von mir eröffneten neuen Gesichtspunkte, vollständig adoptirt, nur pag. 426 glaubt er eine wesentliche Differenz zwischen seiner und meiner Auffassung zu finden, indem er

sagt: »Nach seiner (SCHWENDENER's) Auffassung bilden die Zelltheilungen eine Ersch nung für sich — und die trajektorische Reihenbildung wird aller Orten von densel mechanischen Principien beherrscht, welche die Richtung der Micellarreihen in Stär körnern und verdickten Zellmembranen u. s. w. bedingen.« —

Ich glaube, dass die zwei Jahre ältere vorhin aus meiner Abhandlung citirte St von der soeben citirten Ansicht SCHWENDENER's sich nur dadurch unterscheidet, dass genau denselben Gedanken ausführlicher und klarer hinstellt und zugleich den älte noch 1877 von SCHWENDENER vertretenen Ansichten über das Verhältniss von Wachsth und Zelltheilung direkt widerspricht.

2) Ich komme in der 33. Vorlesung auf diesen Punkt ausführlicher zu reden.

3) Vergl. hierüber obige Anm. 1. — Mit Rücksicht auf eine Äußerung PFEFFER's dessen Handbuch der Physiologie II, pag. 97, 98 brauche ich nur zu bemerken, d meine genannten Aufsätze über Zellenanordnung und Wachsthum denn doch nur dadu möglich geworden sind, dass ich die Zellwandnetze eben ganz und gar als nothwend Folge der »Wachsthumsbewegung« aufgefasst habe, was man eben vor meinen Arbeit nicht gethan hat, abgesehen von HOFMEISTER, über dessen Auffassung ich das Nöthi gesagt habe.

XXVIII. Vorlesung.

Organbildung an den Vegetationspunkten; Verzweigung.

Die in den beiden vorausgehenden Vorlesungen schon so vielfach betrachteten Vegetationspunkte kommen dem Nichtbotaniker kaum jemals zu Gesicht oder sie werden doch übersehen; nicht nur ihrer Kleinheit wegen, sondern auch, weil sie für gewöhnlich dem Auge sich entziehen: die der meisten Wurzeln, weil sie in der Erde oder sonstigem Substrat stecken, die der blattbildenden Sprosse, weil sie von den jungen Blättern vollständig umhüllt sind. Dennoch wird dem Leser schon eingeleuchtet haben und ist es eine der wichtigsten Thatsachen der gesammten Pflanzenphysiologie, dass alle Gestaltungsprocesse an den Vegetationspunkten ihren Ausgang nehmen, dass alle Organe einer Pflanze aus diesen winzig kleinen Massen embryonalen Gewebes, die wir in Form von Vegetationspunkten an den Wurzelspitzen oder an den Sprossenden innerhalb der Knospen zu suchen haben, entstehen.

Sehr scharf tritt auch hier wieder die tief innerliche Verschiedenheit von Wurzel und Spross hervor: die Wurzeln erzeugen nur Organe von gleicher Art, nämlich neue Wurzeln, sie vermitteln die Verzweigung des Wurzelsystemes; ganz anders und viel mannigfaltiger ist die Thätigkeit der Sprossvegetationspunkte: sie erzeugen nicht nur neue Sprossvegetationspunkte und dienen so ebenfalls der Verzweigung, sondern aus ihnen entstehen auch ganz ausschließlich alle Blätter und neben oder an diesen die eigentlichen Fortpflanzungsorgane: Sporangien, Oogonien und Antheridien, denn auf diese drei Formen lassen sich alle Fortpflanzungsorgane zurückführen. Kommt es also bei botanischen Forschungen darauf an, Organe irgend welcher Art in ihrer ersten Entstehung, in ihren primitiven gegenseitigen Beziehungen zu untersuchen, so ist es immer die erste Aufgabe des Beobachters, die Vegetationspunkte und die an ihnen stattfindenden Organbildungen zu untersuchen, was bei der durchgängigen Kleinheit dieser Objekte immer nur auf mikroskopischem Wege geschehen kann.

Wir werden uns hier wieder nur mit den allgemeinsten Voı
nissen oder solchen, die ein besonderes Interesse darbieten, bescl
und dem bisher von mir immer festgehaltenen Plane der Darstellu
sprechend knüpfe ich wieder zunächst an die typischen und vollkon
Formen an: wir beschäftigen uns zunächst mit den Vegetationspu
der blattbildenden Sprosse, wie wir sie bei allen Gefäßpflanz
meisten Muscineen und selbst bei vielen Algen vorfinden; die abw
den Formen bereiten sodann dem Verständniss keine Schwierigkeite
Bevor ich jedoch auf unser eigentliches Thema näher eingehe, halt
für zweckmäßig, Einiges über die Form der Vegetationspunkte u
ihre Lage am Spross vorauszuschicken.

Bei kräftig in die Länge wachsenden Laubsprossen hat der Vege
punkt gewöhnlich die Form eines parabolisch ausgewölbten Keg
einfach als das Ende der Sprossaxe erscheint; in selteneren Fällen, :
den auch sonst sehr merkwürdigen Wasserpflanzen: Utricularia un
verlängert sich dieser Kegel beträchtlich und ist an seinem vordere
spiralig eingerollt. Bei langsamer Verlängerung der Sprossaxe
und besonders dann, wenn am Gipfel des betreffenden Spross
Blüthe oder ein Blüthenstand entstehen soll, nimmt der Vegetatio
gewöhnlich die Form eines sehr flachen, breiten Hügels an, der si
selten schließlich ganz flach ausbreitet und eine Scheibe von einige
metern Durchmesser darstellt. Ungemein deutlich ist dieses Verha
Gipfel derjenigen Laubspr
Compositen (z. B. der Georgi
Sonnenrosen), welche sich
dung von Blüthenköpfen v
ten: der vorher kegelförmig
tationspunkt flacht sich z
fast ebenen Scheibe ab, auf
vom Umfang aus allseitig n
Centrum, d. h. dem Schei
Vegetationspunktes hin die e
nalen Anfänge junger Blüth
vorsprossen. Soll dagege
lange Inflorescenzaxe en
die sich später mit zahlreich
nen Blüthen bedeckt, wie
Palmen, Aroideen und Grä
verlängert sich der Vege
kegel zu einem oft mehrer
meter langen Cylinder, an welchem nun von unten nach oben for
tend die Seitensprosse der künftigen Rispe oder auch die Blüthe
entspringen: die spätere Form des gesammten Blüthenstandes wi

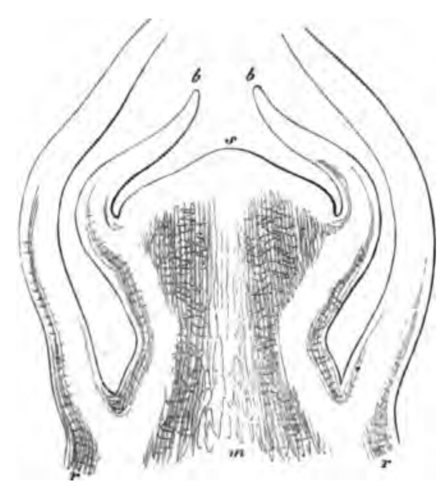


Fig. 297. Längsschnitt der Scheitelregion des Hauptstammes von Helianthus annuus, unmittelbar vor der Blüthenbildung: *s* der Scheitel des breiten Vegetationspunktes; *b*, *b* jüngste Blätter; *r* Rinde; *m* Mark.

schon in der Form des Vegetationspunktes vorbereitet; freilich greifen später auch die mit der Streckung verbundenen Gestaltungsvorgänge sehr wesentlich mit ein, um die fertige Form zu Stande zu bringen.

Auch wo einzelne Blüthen entweder als seitliche Auswüchse aus einem Vegetationspunkt oder am Ende von Laubsprossen entstehen sollen, nimmt die Blüthe in ihrem embryonalen Zustand schon lange, bevor die Blüthenorgane selbst hervorsprossen, die Gestalt einer halbkugeligen Wölbung, einer flachen Scheibe, sehr häufig sogar die eines hohlen Napfes an, wodurch der Grund für die spätere Gesammtform der Blüthe gelegt wird, die dann freilich auch wieder durch die mit Streckung verbundenen Gestaltveränderungen die verschiedensten Umformungen erfahren kann.

In die Kategorie dieser Veränderungen und Abweichungen vom gewöhnlichen Typus gehören auch die weit auffallenderen **eingesenkten Vegetationspunkte**. Ein sehr einfaches Beispiel liefern die breiten, flachen Sprosse mancher Lebermoose (Metzgeria, Marchantieen) und besonders klar die Vorkeime oder Prothallien der Farnkräuter: sobald diese flachen, blattlosen Sprosse eine gewisse Breite erlangen, wölbt sich das in Streckung begriffene, iber soeben aus dem Vegetationsunkt hervorgehende Gewebe rechts nd links in Form zweier Lappen ervor, zwischen denen eine tiefe inbuchtung den Ort bezeichnet, o das embryonale Gewebe des egetationspunktes liegt, in unserer ig. 298 z. B. bei *v*. Man darf in iesem Verhalten blattloser Sprosse, o also Knospenbildung ausgeschlosn ist, wohl zunächst eine Schutzrrichtung für die ebenso zarte als ichtige Substanz des Vegetationsunktes erkennen. Dieselbe Deuung findet die ähnliche Einsenkung es Vegetationspunktes in das ihn nächst und in diesem Fall allseitig ngebende Gewebe an den ebenlls blattlosen Sprossen der Fucuseen, wo eine enge, breite Spalte am Ende jedes Sprosses sich in einen igen Hohlraum öffnet, dessen Grund von dem Vegetationspunkt, der hier ne Reihe merkwürdiger Scheitelzellen erkennen lässt, eingenommen wird,

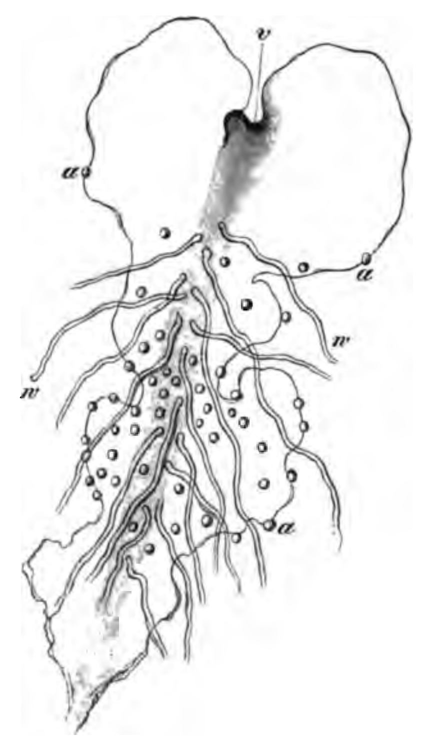


Fig. 298. Prothallium eines Farnkrautes von der Unterseite gesehen. *v* der Vegetationspunkt — *a* Antheridien — *w* Wurzeln (schwach vergr.).

wie ROSTAFINSKI gezeigt hat. Eine ganz ähnliche Einrichtung schützt aber auch den Vegetationspunkt der unterirdisch kriechenden Sprossaxen des Adlerfarns (Pteris aquilina), weil hier in Folge der äußerst spärlichen Blattbildung verbunden mit anderen Umständen eine den Vegetationspunkt umhüllende Blattknospe nicht existirt, also den in der Erde hingeschobenen Vegetationspunkt nicht schützen kann.

Bei phanerogamen Pflanzen, welche durch unterirdische Knollen oder Zwiebeln perenniren, kommt es nicht selten vor, dass am Ende eines kurzen, zuweilen aber auch langen unterirdischen Seitensprosses ein mit Reservestoffen gefüllter Körper sich bildet, der auf dem Boden einer centralen Höhle die Knospe mit dem Vegetationspunkt enthält. In diesen Fällen handelt es sich jedoch gewöhnlich zugleich um eigenthümliche Verschiebungen der den Vegetationspunkt tragenden Axentheile und Blätter, — Vorgänge, deren Klarlegung uns hier jedoch viel zu weit führen würde, die aber in der Hauptsache aus der Betrachtung unserer Fig. 299 hervorgehen.



Fig. 299. Knollenbildung von Gagea pratensis (nach IRMISCH). — *a* die Sprossaxe, *b* eine Blattscheide in deren Axel die Knospe *k* mit der Knolle *t* entstanden ist.

In den ebenso zahlreichen als schönen Untersuchungen des um die Kenntniss der unterirdischen Pflanzenorgane hochverdienten THILO IRMISCH findet man ein reiches Beobachtungsmaterial hierher gehöriger Fälle [1]). Offenbar handelt es sich auch hier wieder darum, durch die Einsenkung eines Vegetationspunktes in eine Masse resistenten und zugleich nahrungsreichen Gewebes den nöthigen Schutz zu gewinnen, denn derartige Einrichtungen wie in unserer Figur finden sich vorwiegend bei solchen Knollen- und Zwiebelpflanzen, deren gesammter Vegetationskörper jährlich abstirbt und nur diese Organe im Boden zurücklässt, aus denen dann neue Individuen entstehen.

Überaus häufig sind eingesenkte Vegetationspunkte bei der Entwicklung junger Blüthen oder selbst junger Blüthenstände, wo es ebenfalls gewöhnlich darauf ankommt, ein schützendes Gehäuse, ein Hohlgebilde zu erzeugen, in welchem entweder die sehr zarten, jungen Blüthentheile oder specieller die Samenknospen mit den in ihnen enthaltenen Embryonen nunmehr entstehen sollen. Einen etwas verwickelteren Fall dieser Art vergegenwärtigt unsere Fig. 300, welche den Längsschnitt einer jüngeren Blüthenknospe einer zu den Rosaceen gehörigen Pflanze, des Geum rivale darstellt. Der Vegetationspunkt x ragt hier in Form eines Kegels aus dem Grunde eines napfartig ausgehöhlten Gebildes yy hervor, dessen Innenseite

wenigstens an der basalen Partie ebenfalls aus embryonalem Gewebe besteht, da aus ihm junge Staubgefäße *a* hervorwachsen. Die später eintretende Streckung bewirkt in diesem Fall allerdings, dass die Wand les Hohlgebildes *yy* sich tellerförmig lach ausbreitet; bei der Rose jedoch und in vielen anderen Fällen bildet ler Theil *yy* auch später einen Hohlaum, der oben nur durch eine enge lündung sich öffnet. Der eingeenkte Vegetationskegel *x* unserer lüthe erzeugt an seinem äußeren mfang zahlreiche kleine Blätter, elche später mit ihren Rändern erwachsen und die sogenannten ruchtknoten, in deren jedem eine amenknospe entsteht, darstellen.



Fig. 300. Längsschnitt einer jungen Blüthe von Geum rivale (schwach vergr.).

Ähnliche Einsenkungen komen aber zuweilen auch an Laubrossen vor, besonders deutlich z. B. ı den Winterknospen unserer Edeltanne, wie Fig. 301 zeigt. Am Ende s vorjährigen Sprosses sitzt hier die noch ganz embryonale Anlage *z* des ächstjährigen Sprosses mit dem egetationspunkt *v*. Dieser embryole Spross aber ist zum Zweck der berwinterung durch einen Ringall geschützt, welcher aus dem ewebe des vorjährigen Sprosses ervorwuchert und zahlreiche Knosenschuppen *s* erzeugt, welche den nbryonalen Spross des nächsten ahres vollständig einhüllen; diese nospenschuppen sind übrigens, wie OEBEL gezeigt hat, nur verkümmerte aubblätter, die bei kräftiger Ernähng sich in gewöhnliche grüne Tannadeln (Laubblätter) verwandeln.



Fig. 301.

Als einen besonders merkwürgen Fall der Einsenkung eines getationspunktes und einer damit sammenhängenden weiteren Abweichung von dem typischen Verhalten, l ich schließlich noch die Bildung der Feige kurz erwähnen. Die Feige. lche in der populären Sprache als die Frucht des Feigenbaumes gilt,

ist thatsächlich ein Gebilde von ganz anderer Natur als die gewöhnlich
Früchte der angiospermen Pflanzen — eine sogenannte Scheinfrucht. D
Feige ist ein mit fleischiger, zuckerreicher Wandung versehenes Hohlgebild
dessen Wandung von einer ausgehöhlten Sprossaxe dargestellt wird, a
deren Innenseite Hunderte von kleinen Blüthen, später von Früchten stehe
welch' letztere die harten Körnche in der pulpösen Masse einer reife Feige darstellen. Unsere Fig. 302 welche von *I*—*III* die Entwicklungsgeschichte einer Feige darstellt zeigt, dass dieselbe ursprünglich ein gewöhnlicher Spross ist, dessen Vegetationspunkt jedoch, nachdem er mehrere Blätter erzeugt hat *Ia*, zunächst die Form einer flachen Scheibe annimmt; im Centrum der letzteren liegt nun eigentlich der Scheitel desselben, der jedoch am weiteren Wachsthum sich nicht betheiligt; vielmehr ist es der Umfang dieser Scheibe, welcher die embryonale Natur behält und daher einen ringförmigen Vegetationspunkt darstellt. Durch die Gewebebildung aus demselben entsteht nun ein Hohlcylinder (*IIIa*), an dessen oberem Rande die schon vorher gebildeten Blätter sitzen, aber weiter abwärts auch noch neue entstehen, welche die Öffnung des Hohlraumes der Feige oben verschließen.

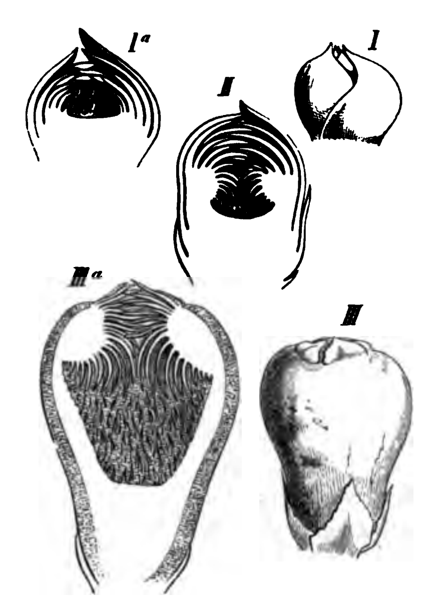


Fig. 302. Entwicklung der Feige von Ficus carica nach PAYER.

Die hier angeführten Fälle von Einsenkung der Vegetationspunkte sind jedoch nur einige wenige Beispiele, die leicht durch Hunderte von anderen Fällen vermehrt werden könnten.

Wir kehren jetzt wieder zurück zu den normalen Formen des Vegetationspunktes, um unser heutiges Thema, die **Organbildung**, an denselben aufzunehmen. Da treten uns nun zunächst zwei extreme Fälle entgegen; der eine liegt darin, dass der ganze Vegetationspunkt, seinen Scheitel mit eingeschlossen, sich in ein Organ, in eine aus Dauergewebe bestehende Gewebemasse umwandelt, womit natürlich der Vegetationspunkt als solcher sein Dasein vollständig aufgiebt und zugleich hört an dem betreffenden Spross das Längenwachsthum auf, sobald die Streckung der jüngeren Theile beendigt ist, und man sagt, ein solcher Spross habe ein begrenztes Längenwachsthum im Gegensatz zu dem anderen extremen Fall, wo der Vegetationspunkt eines Sprosses fortwährend lebensthätig bleibt und das aus ihm hervorgehende Gewebe durch Streckung immer wieder neue Axentheile

ɪeitliche Organe producirt, was man als das unbegrenzte Längenwachs- bezeichnen kann; um sogleich einige recht auffallende Beispiele für n Fall hervorzuheben, mag das Wachsthum des Hauptstammes der farne, der Palmen, der Cycadeen, der Abies- und Pinusarten ange- sein, deren Vegetationspunkt auch nach Jahrzehnten, selbst nach Jahr- erten noch immer die direkte Fortsetzung des am Embryo im Samen ndenen Vegetationspunktes ist.

ichergestellten Fällen einer Umwandlung des gesammten Vegetations- es mit Einschluss seines Scheitels in ein aus Dauergewebe bestehendes von bestimmter physiologischer Funktion begegnen wir vorwiegend o es sich um Bildung von Fortpflanzungsorganen am Ende der Sprosse lt. Wenn auch streng genommen nicht alle mit einer sogenannten lblüthe versehenen Laubsprosse der Phanerogamen hierher gehören, bt es doch zahlreiche Fälle, welche sicherlich hierher zu rechnen sind, ch alle Blüthen mit centralem Fruchtknoten, in welchem eine einzige le Samenknospe entsteht, wie bei den Polygoneen, Juglandeen, Cheno- ceen, Piperaceen u. a. Familien. Der in Fig. 303 mit *kk* bezeichnete einer jungen Rhabarberblüthe r Kern der Samenknospe, in em der Embryosack mit der e entsteht. Mit den beiden ihn benden Hüllen zusammen stellt Theil das spätere Samenkorn d nach mikroskopischer Unter- ng unterliegt es keinem Zwei- lass in diesem und ähnlichen der Kern der Samenknospe telbar aus dem Vegetations- , welcher vorher die Frucht- r *f*, die Staubgefäße *a* und die enhülle *sp* erzeugt hat, hervor- gen ist. — Ebenso unzweifel- st die fragliche Thatsache bei ildung der Geschlechtsorgane ıer Laubmoose; LEITGEB zeigte vor längerer Zeit, dass bei den oosen (Sphagnum) wenigstens rste weibliche Organ (Arche- m) einer Blüthe direkt aus der elzelle des Blüthensprosses ht; später beobachtete KÜHN, dass bei einem anderen Laubmoose (An-) das erste Archegonium ebenfalls aus der Scheitelzelle, die folgenden ben Blüthe aus den letzten Segmenten jener entstehen, was ich selbst

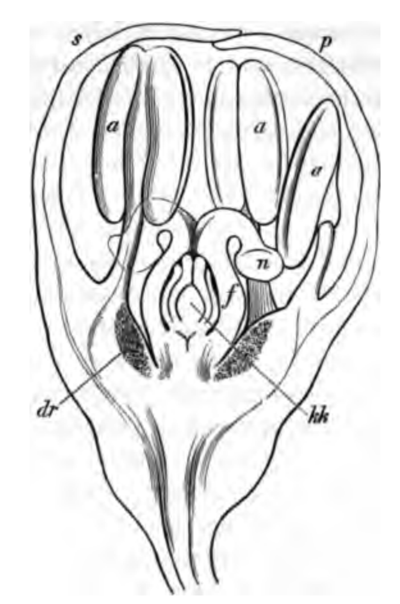


Fig. 303. Rheum undulatum, Längsschnitt der Blüthenknospe. — *sp* Blätter der Blüthenhülle; *aa* Antheren, *dr* Drüse an der Basis der Staubfäden; *f* Fruchtknoten, *n* Narbe; *kk* Kern der Samenknospe (schwach vergr.).

bei verschiedenen andern Laubmoosen bestätigt, fand und nach KÜHN ur
LEITGEB entstehen auch die männlichen Organe oder Antheridien von Ai
dreaea und des im Wasser wachsenden Laubmooses Fontinalis in derselbe
Art wie die Archegonien, so dass also der Scheitel am Vegetationspunkt d
Moose in ein weibliches oder in ein männliches Fortpflanzungsorgan si
umwandeln kann. — Als Organbildung direkt aus dem Scheitel des Veg
tationspunktes können wir übrigens auch die Bildung des Sporangiums vc
Mucor am Ende des einfachen schlauchförmigen Fruchtträgers betrachten
das als Vegetationspunkt fungirende Ende desselben schwillt kugelig a
und erzeugt in seinem Inneren die Sporen.

Wenn sich in diesen und anderen Fällen der Vegetationspunkt eines Sprosses direkt in ein Organ verwandelt, so ist damit, wie schon erwähnt, sein bisheriges Längenwachsthum begrenzt; eine Begrenzung des letzteren kann aber auch einfach dadurch stattfinden, dass das embryonale Gewebe sich ganz und gar in Dauergewebe verwandelt, wie es bei schlecht ernährten Farnvorkeimen geschieht, die sodann also eines Vegetationspunktes entbehren; durch richtige Nahrungszufuhr kann jedoch ein solcher von Neuem entstehen. Einen ganz anderen hierher gehörigen Fall bietet die Bildung der Dornen; die harte Spitze am Ende der kleinblättrigen Sprosse von Gleditschia und in ähnlichen Fällen ist offenbar der in verholztes Dauergewebe umgewandelte Vegetationspunkt. — Wieder in anderen Fällen erlischt einfach die Thätigkeit des Vegetationspunktes, er verschwindet sozusagen, indem sein Gewebe mit benachbartem Dauergewebe verschmilzt; so z. B. in zahlreichen Blüthen mit centralen Fruchtknoten, aber ohne centrale Samenknospe. — Endlich kann an Laubsprossen die Endknospe sammt ihrem Vegetationspunkt regelmäßig absterben, während die nächstbenachbarte Seitenknospe das Wachsthum der bisherigen Axe fortsetzt; auf diese Art werden Sympodien gebildet, der Stamm der Linde z. B. ist ein solches.

Das eigentlich Charakteristische der Vegetationspunkte tritt jedoch in den Fällen sogenannten **unbegrenzten Wachsthums** auf: hier wächst der Scheitel ungestört fort, während unterhalb desselben oder wenn der Vegetationspunkt flach ist, im Umkreise des centralen Scheitels in beständiger Wiederholung gleichartige Organe erzeugt werden, die anfangs als bloße Protuberanzen des embryonalen Gewebes auftreten, später aber ganz in Dauergewebe sich umwandeln. In dieser beständigen Wiederholung gleichartiger Produkte aus dem Umfang des Vegetationspunktes liegt eine der verbreitetsten Wachsthumsregeln des gesammten Pflanzenreiches; Organe der verschiedensten Art, Wurzeln, Seitensprosse, Sporangien und Geschlechtsorgane können in dieser Weise in beständiger Wiederholung aus einem und demselben Vegetationspunkt entspringen; am schärfsten tritt es jedoch bei der Blattbildung hervor.

Wenn gleichartige Organe in beständiger Wiederholung aus einem Vegetationspunkt entspringen, so geschieht dies gewöhnlich, wenn auch

nicht ausnahmlos, in der Art, dass jedesmal das jüngste Organ näher am Scheitel des Vegetationspunktes steht als alle älteren Organe derselben Art. Es folgt daraus, dass wenn man, von der Basis eines Sprosses ausgehend, gleichartige Organe z. B. die Blätter der Reihe nach an der Sprossaxe aufsteigend, nöthigenfalls dieselbe schraubig umlaufend oder im Zickzack aufsteigend verfolgt, diese räumliche Reihenfolge auch zugleich die zeitliche Aufeinanderfolge in der Entstehung der betreffenden Organe oder die Altersfolge repräsentirt. Eine solche Reihenfolge in der Entstehung gleichartiger Organe bezeichnet man gewöhnlich als die akropetale. Besonders klar wahrzunehmen ist dieselbe bei den gewöhnlichen Laubsprossen, wo die Blätter ausnahmslos akropetal entstehen, was zumal an einem jüngeren sich verlängernden Spross auch ohne mikroskopische Untersuchung festgestellt werden kann. Aber auch die aus einer Wurzel entspringenden zahlreichen Nebenwurzeln entstehen gewöhnlich in akropetaler Folge und ebenso wenn zahlreiche Wurzeln dicht unter dem Vegetationspunkt eines Sprosses erzeugt werden, was z. B. bei vielen Farnen der Fall ist.

Das Wesentliche der Vegetationspunkte liegt, wie schon hervorgehoben wurde, darin, dass sie aus embryonalem Gewebe bestehen und neue Organe erzeugen; halten wir uns an dieses wesentliche Merkmal, so braucht der Vegetationspunkt nicht immer am Ende einer Wurzel oder eines Sprosses zu liegen, vielmehr kann eine Portion embryonalen Gewebes zwischen Massen von Dauergewebe eingeschaltet sein und doch fortfahren, neue Organe zu bilden. Einen dieser immerhin selteneren Fälle haben wir schon p. 84 bei Fig. 66 und einen anderen vorhin bei der Bildung einer Feige kennen gelernt, wo der eigentliche Vegetationspunkt am Grund des Hohlgebildes als solcher erlischt, während das weitere Wachsthum des letzteren und die Produktion von Blättern und Blüthen im Innern durch eine ringförmige Zone embryonalen Gewebes vermittelt wird. Auch in solchen Fällen sind die von der embryonalen Gewebezone weiter entfernten Organe älter als die ihr nächsten; es findet also in der Sache ein ähnliches Verhalten statt, wie bei gewöhnlichen endständigen Vegetationspunkten; diese Ähnlichkeit kann aber nicht wohl durch die Übertragung des Wortes: akropetale Entstehungsfolge ausgedrückt werden; GOEBEL hat daher, um das Allgemeine in diesen verschiedenen Fällen hervorzuheben, die Bezeichnung: progressive Entstehung oder Reihenfolge vorgeschlagen. Zumal im Bereich der Blüthenbildung sind complicirtere Fälle progressiver Organbildung an nicht endständigen Vegetationspunkten häufig genug. Zur Erläuterung dieses Verhaltens will ich jedoch eine zufällig von mir aufgefundene Monstrosität benutzen, weil bei ihr die Sache besonders klar zu erkennen ist. Unsere umstehende Fig. 304 stellt den vertikalen Längsschnitt durch einen jungen Blüthenkopf der Sonnenrose (Helianthus annuus) dar; der eigentliche Vegetationspunkt desselben lag in der Mitte der Scheibe *n n*; der centrale Scheitel dieses Vegetationspunktes ist aber durch irgend einen

Zufall zerstört worden; das ihn zunächst umgebende junge Gewebe hat d Natur des Vegetationspunktes verloren, sich aber in Form eines Hügels *a*. emporgehoben, während an der Basis des letzteren *z z* eine Zone embry nalen Gewebes sich herstellte; nur an dieser Zone entstehen nun die A lagen neuer Blüthen und zugehöriger Deckblätter. So lange der centra Scheitel unseres Blüthenkopfes noch lebendig war, sind die Blüthen u Deckblätter auf der Scheibe bei *n n* in akropetaler oder, wie wir speciell diesem Falle sagen dürfen, in centripetaler Reihenfolge entstanden: die de Umfang nächsten Blüthen sind die ältesten, die dem Centrum nächsten d jüngsten. Nach der stattgehabten Verletzung des centralen Scheitels, al sich aus der Zone *z z* der Hügel *a s a* erhob, verhielt sich jedoch das früher Centrum oder der Scheitel gerade so, als ob er der älteste Theil des Hügel wäre: die Erzeugung de Blüthen schreitet von de Spitze *s* des Hügels au nach der Zone *z z* hin for und man erkennt, dass an Umfang dieser Zone di jüngsten normal gebildeten sowohl als auch di jüngsten abnorm gebildeten Blüthenanlagen stehen die Anordnung tritt zuden in beiden Fällen noch deutlicher durch die relative Lage der Deckblätter und zugehörigen Blüthen hervor; man bemerkt, dass

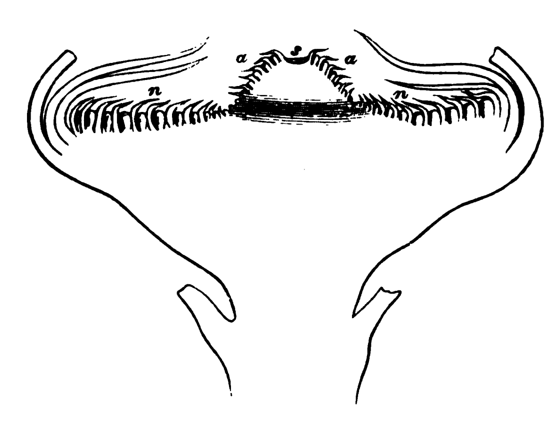


Fig. 304. Medianer Längsschnitt durch einen jungen Blüthenstand der Sonnenrose (Helianthus annuus), dessen Vegetationspunkt *s* beschädigt war.

auf dem normalen Theil des Blüthenbodens jedes Deckblatt auf der Außenseite der zugehörigen Blüthe steht, an dem abnormen Theil *a s a* stehen die Deckblätter dagegen dem früheren Scheitel *s* näher als die zugehörigen Blüthen. Um nun auf den Ausgangspunkt unserer Betrachtung zurückzukommen, können wir also sagen, die Organbildung hat vor und nach der Verletzung des centralen Scheitels in progressiver Reihenfolge stattgefunden; progressiv nämlich vor der Verletzung nach dem wahren Scheitel hin, nach der Verletzung progressiv nach der embryonalen Zone *z z* hin, und es leuchtet ein, dass es nicht gerade zweckmäßig wäre, die Reihenfolge der Organbildung an dem Hügel *a s a* als eine akropetale zu bezeichnen.

Ganz streng eingehalten wird die akropetale oder progressive Entstehungsfolge bezüglich der Blätter an gewöhnlichen vegetativen Sprossen; wenigstens ist bis jetzt keine Ausnahme in dieser Beziehung bekannt geworden; dagegen kommen in der Region der Blüthenbildung thatsächlich

Fälle vor, wo blattartige Organe zwischen schon vorhandene eingeschaltet werden, so dass also die jüngsten nicht mehr die dem Scheitel nächsten sind. Solche Fälle hat PAYER bei einer größeren Zahl von Blüthen nachgewiesen, wo zwei oder mehr Kreise von Staubgefäßen, also metamorphosirten Blättern vorhanden sind, wie z. B. bei Dictamnus und Geranium. Er zeigte, dass der zweite Staubfadenkreis auf dem Blüthenboden außerhalb des ersten, also weiter vom Scheitel oder Centrum der Blüthe entfernt, entsteht. Man könnte freilich in diesen und ähnlichen Fällen auch die Frage aufwerfen, ob nicht vielleicht das eigentlich embryonale, producirende Gewebe eben immer nur an der Stelle zu suchen sei, wo die jüngsten Organe entstehen, eine Stelle, die ja nicht immer am Scheitel zu liegen braucht; doch würde uns eine weitere Verfolgung dieser Frage in Schwierigkeiten verwickeln, mit denen ich den Leser dieses Buches nicht behelligen darf.

Die **Blätter** entstehen an den Vegetationspunkten der Sprosse ausnahmslos als oberflächliche Auswüchse, womit jedoch nicht gesagt ist, dass etwa nur die äußerste Gewebeschicht des Vegetationspunktes zur Blattbildung verwendet wird, sondern der Ausdruck bedeutet, dass auch diese jederzeit sich an der Entstehung und dem Wachsthum des jungen Blattes mitbetheiligt; gewöhnlich aber werden auch tiefer inwendig liegende Gewebeschichten mit in die Blattbildung hineingezogen. Als das charakteristische Moment kann also hervorgehoben werden, dass bei der Entstehung eines Blattes von vornherein vollständige Continuität der gleichnamigen Gewebeschichten von Blatt und Sprossaxe vorhanden ist, wie ohne Weiteres

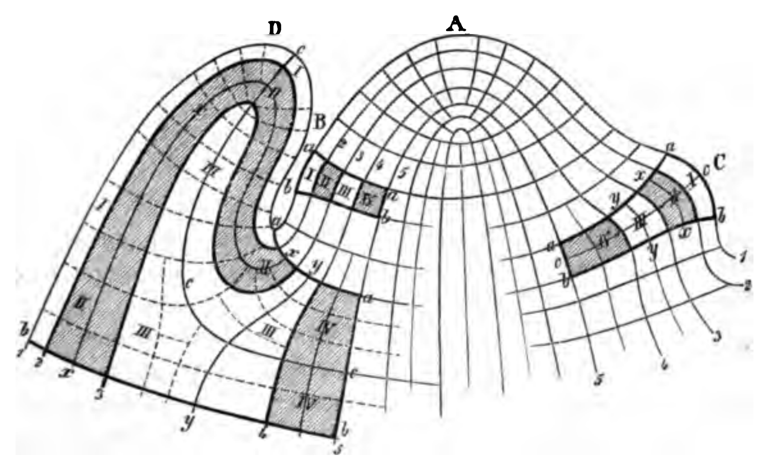


Fig. 305. Schema für die Art und Weise, wie aus einem phanerogamen Vegetationspunkt Blätter entstehen.

aus unserer schematischen Fig. 305 einleuchtet, wo *A* den Scheitel des Vegetationspunktes bedeutet, der wie alle blattbildenden Vegetationspunkte den in der vorigen Vorlesung beschriebenen confokalen Bau besitzt. *B*, *C* und *D* bezeichnen nun die Entstehung eines neuen Blattes und die mit

römischen und deutschen Ziffern bezeichneten Zellen und periklinen Wa
richtungen zeigen, in welcher Weise sich die einzelnen Zellenschichten
Vegetationspunktes an der Entstehung eines neuen Blattes betheiligen.
übrigen in der Figur angebrachten Buchstaben *a*, *b*, *c*, *x*, *y* zeigen, wie
diesen Wachsthumsvorgängen die vorhandenen Anti- und Periklinen v
schoben werden. Erst wenn die Blattanlage eine gewisse Größe errei
hat, findet auch die Differenzirung der Gefäßbündel im embryonalen G
webe sowohl der Sprossaxe als auch des jungen Blattes statt und zwar,
schon früher erwähnt, so, dass das in das Blatt hinausbiegende Gefäßbün
als das obere Ende des in die Sprossaxe hinabsteigenden sich darste

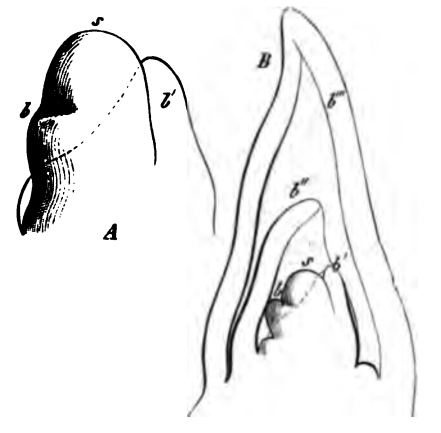


Fig. 306. Scheitelregionen zweier Hauptsprosse von Zea Mais. Scheitel des sehr kleinzelligen Vegetationskegels, aus welchem die Bläter *b*, *b'*, *b''*, *b'''* als vielzellige Protuberanzen hervortreten, die bald den Stamm umfassen und tütenförmig ihn und die jüngeren Blätter einhüllen. In der Axel des drittjüngsten Blattes *b'* ist die jüngste Zweiganlage als rundliche Protuberanz sichtbar.



Fig. 307. Vegetationspunkt am E des Laubsprosses von Hippuris (größert).

Ähnlich gestalten sich die Gewebedifferenzirungen, wenn ein norma
Sprossvegetationspunkt aus einem schon vorhandenen Vegetationspun
entsteht, also bei der Verzweigung der Sprosse; ganz anders jedoch, w
schon in der Organographie hervorgehoben wurde, bei der Entstehun
neuer Wurzeln. Mögen diese letzteren aus einer Mutterwurzel oder auc
aus einem Spross entspringen, so werden sie immer im Innern des Ge-
webes angelegt, so zwar, dass die junge Wurzel, wenn an der Basis ihre
Vegetationspunktes die Streckung und Verlängerung beginnt, genöthigt ist
die äußeren Gewebeschichten, Rinde und Epidermis des Mutterorgans z
durchbrechen. Freilich kommt auch in diesem Fall später eine vollständig
Continuität der gleichnamigen Gewebeschichten zu Stande, allein eben ers
nachträglich, und das mikroskopische Bild macht den Eindruck, als ob es sic
gewissermaßen um ein nothdürftiges Flickwerk in dieser Beziehung handle

Für die gesammte spätere Gestalt eines Sprosses ist es wichtig, welche
Theil des Umfangs am Vegetationspunkte die junge Blattanlage einnimmt

meist ist es nur ein Bruchtheil des Umfanges, und selbstverständlich ist dies immer dann der Fall, wenn zwei, drei oder mehr Blätter auf einer und derselben Querzone, also ein Quirl von Blättern aus dem Vegetationspunkt hervorsprosst. Bei vielen Monocotylen, den Gräsern, Riedgräsern, Aroideen, Palmen u. a., aber auch bei manchen dicotylen Familien, wie den Umbelliferen und Polygoneen, wird jedoch zur Anlage eines Blattes der ganze Umfang einer Querzone des Vegetationspunktes in Anspruch genommen; in solchen Fällen aber erscheint dann bei weiterer Ausbildung der Blattgrund in Form einer die Sprossaxe umfassenden Scheide, an deren oberem Rande das eigentliche Blatt, das sogenannte Oberblatt, nur an einer Seite hervorsprosst. Gliedert sich das Blatt später, was allerdings nicht immer geschieht, in Stiel und Spreite, so ist der Stiel als eine zwischen Blattgrund und Blattspreite nachträglich eingeschaltete Bildung zu betrachten — Vorgänge, auf die wir in der nächsten Vorlesung zurückkommen.

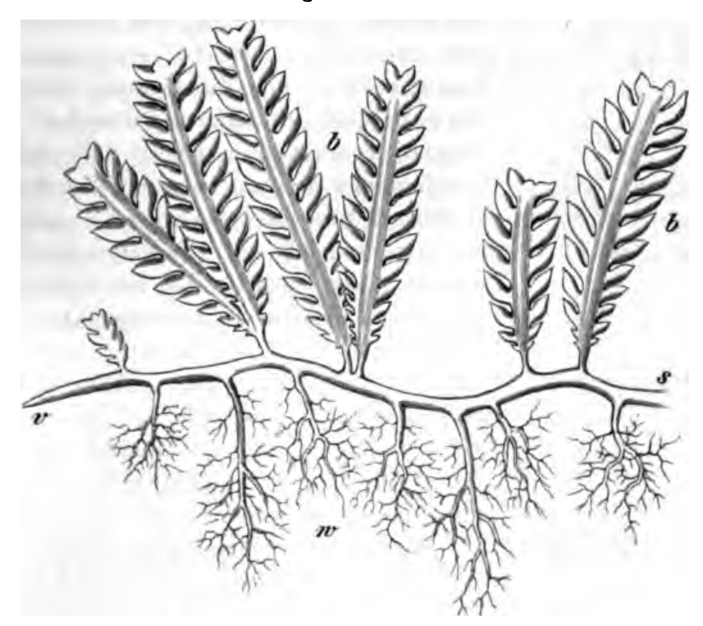


Fig. 308. Caulerpa crassifolia. — *s* die Sprossaxe, *v* deren Vegetationspunkt, *b* Blätter, *w* Wurzeln.

Bei den Moosen und Gefäßpflanzen entstehen die Blattanlagen gewöhnlich so dicht über und neben einander, dass überhaupt gar keine freie Oberfläche am Vegetationspunkt unterhalb des jüngsten Blattes übrig bleibt. Erst durch den weiteren Verlauf der Entwicklung in der zweiten Wachsthums-Periode entscheidet es sich dann, ob die dicht über einander entstandenen Blätter durch secundäre Einschiebung von Interfoliartheilen an einer sich streckenden Sprossaxe aus einander rücken oder ob dies nicht stattfindet, in welchem Falle dann auch im ausgewachsenen Zustand eine freie Oberfläche der Sprossaxe gar nicht vorhanden ist, weil die dicht über und unter einander

stehenden Blätter die ganze Oberfläche der Sprossaxe occupiren, w
bei unserem gemeinen Farnkraut Aspidium und bei den sogenannte
trieben vieler Bäume und den sogenannten Wurzelrosetten vieler
jähriger Dicotylen. Fälle, wo die Blätter gleich von vornherein an
tationspunkt so von einander entfernt auftreten, dass zwischen ihne
Interfoliartheile der Sprossaxe vorhanden sind, kommen bei Gefäßp
wohl äußerst selten vor; als Beispiel darf unser Adlerfarn Pteris a
genannt werden, wo der fortwachsende Vegetationspunkt jährlich übe
nur ein Blatt producirt, welches zu seiner Vollendung sodann noch
weiterer Jahre bedarf. Auch bei den blattl
den Algen entstehen die Blätter an der S
axe gewöhnlich ganz dicht über und neb
ander, auch dann, wenn später sehr lange
foliartheile dieselben trennen, wie dies m
Deutlichkeit bei den Characeen hervortritt
über unsere Fig. 95 p. 115 zu vergleich
Dagegen bietet uns die Gattung Cauler
klares Beispiel des anderen Falles dar, d
Vegetationspunkt *v* Fig. 308 (vor. Seite) der S
axe jedesmal erst ein beträchtliches Stüc
verlängert, bevor aus ihm wieder ein neu
hervorsprosst. Ähnlichen Verhältnissen be
wir bei Algen auch da, wo die seitliche
wüchse eines Sprossvegetationspunktes sic
zu flachen Blättern im gewöhnlichen Sinn
bilden, wo also der Spross ein bloßes Ve
gungssystem darstellt, wie in unserer Fi
wo, wie man bemerkt, die jüngsten Auszw
gen gleich anfangs in deutlichen Entfer
von einander auftreten.



Fig. 309. Verzweigung eines blattlosen Sprosses von Gelidium (einer Alge, Florideen).

Die Sprosse erzeugen aber nicht bloß
und andere Organe, sondern aus ihren V
tionspunkten entspringen gewöhnlich wieder neue Vegetationspunk
Sprossen, womit ihre **Verzweigung** eingeleitet wird.

Nur bei sehr wenigen Pflanzen findet keine Verzweigung, als
keine Bildung secundärer Sprossvegetationspunkte statt. Die genau
kannten, hierher gehörigen Beispiele finden wir bei einigen kleine
carpen Laubmoosen und vor Allem bei einigen Gefäßkryptogamen.
bekannt ist in dieser Beziehung die Gattung Isoëtes, deren Jahre la
wachsender und trotzdem immer sehr kurz bleibender Stamm imm
Blätter und Wurzeln, aber keine Sprossknospen erzeugt. Ganz ähnli
halten sich aber auch die Ophioglosseen und Marattieen, sowie die
stämmigen Baumfarne. In allen diesen Fällen ist der einzige vorh

Sprossvegetationspunkt auch im höheren Alter der unverzweigten Pflanze noch ganz derselbe, der sich unmittelbar aus der befruchteten Eizelle entwickelt hat. Auch die den Farnkräutern so ähnlichen Cycadeen verzweigen sich gewöhnlich nicht aus dem Vegetationspunkt, doch kann dies in hohem Alter nach der Blüthenbildung geschehen. Als Abnormität kommt es gelegentlich auch bei der sonst so reich verzweigten Edeltanne vor, dass aus dem ursprünglichen Vegetationspunkt der Keimpflanze kein secundärer gebildet wird, dass der Baum viele Jahre lang unverzweigt bleibt. Aber vielleicht dürfen wir es schon als eine Annäherung an dieses Verhalten betrachten, wenn sich der primäre Spross, der sich aus dem Embryo unmittelbar entwickelt, zu einem dominirenden Hauptstamm entfaltet, dessen Seitenzweige immer beträchtlich schwächer wachsen als er selbst, wie dies eben bei den Tannen und manchen anderen Bäumen der Fall ist. Bei vielen Cactusarten findet insofern ein ähnliches Verhalten statt, als bei ihnen nur selten die bei den dicotylen Pflanzen sonst überall in den Blattaxeln angelegten Sprossknospen zur weiteren Entwicklung gelangen: auch hier beherrscht der einmal zur nöthigen Kraft gelangte Vegetationspunkt eines Sprosses das gesammte Wachsthum und lässt nicht leicht einen Seitenspross aufkommen (Cereus, Echinocactus, Mamillaria).

Gegenüber diesen immerhin selteneren Fällen fehlender oder spärlicher Verzweigung herrscht aber bei der großen Mehrzahl der Pflanzen die Neigung, neue Sprossvegetationspunkte aus dem primären und tertiäre aus den



Fig. 310. Scheitelregion eines Hauptsprosses von *Dictamnus Fraxinella*, von oben gesehen. *s* Scheitel des Hauptsprosses, *b*, *b*, *b* die jungen Blätter, *k*, *k* deren Axelknospen; die beiden jüngsten Blätter haben noch keine Axelknospen.



Fig. 311. Zwiebel von Muscari botrioides; eine untere Zwiebelschuppe (Blatt) ist zurückgeschlagen, um die zahlreichen in ihrer Axel neben einander stehenden Knospen zu zeigen.

secundären, also Verzweigungssysteme zu bilden. Bei den monocotylen und dicotylen Pflanzen ist es innerhalb der vegetativen Region, d. h. so lange es sich nicht um Blüthenbildung handelt, eine durchgreifende Regel,

dass in jeder Blattaxel, und zwar frühzeitig nach der Entstehung eines Blattes selbst, ein neuer Sprossvegetationspunkt sich bildet, der entweder genau in dem Winkel zwischen Blattbasis und Axe oder mehr auf der Blattbasis selbst oder auch oberhalb derselben an der Sprossaxe zum Vorschein kommt; nicht selten entstehen sogar in den Blattaxeln mehrere Sprossvegetationspunkte; ist die Basis des Blattes sehr breit, wie bei den Monocotylen, so können zahlreiche Sprossknospen neben einander entstehen, so z. B. bei vielen Zwiebeln und die Blüthen in den breiten Deckblättern der Musaarten. Bei den Dicotylen mit schmalem Blattgrund dagegen entstehen nicht selten zwei, drei, vier und mehr Sprossvegetationspunkte über einander aus dem bereits sich streckenden Interfoliartheile; so z. B. bei den Gleditschien, Aristolochia und vielen anderen Holzpflanzen. Diese regelmäßige Entstehung neuer Sprossvegetationspunkte in den Blattaxeln gilt jedoch auch bei den Mono- und Dicotylen nur innerhalb der vegetativen Region; in den Blüthenständen oder Inflorescenzen ist es ein häufiges Vorkommniss, dass Blüthensprosse ohne vorausgehende Bildung von Deckblättern entstehen (Aroideen, Cruciferen); umgekehrt aber kommen in den Axeln der Blattgebilde der Blüthen selbst keine Sprossvegetationspunkte zum Vorschein. Die Ansicht der älteren Morphologie, welche in der Aufstellung eines sogenannten Principes der axillären Verzweigung gipfelte, hat also schon bei den Phanerogamen, mit denen sich jene fast ausschließlich beschäftigte, keine allgemeine Geltung; noch weniger aber bei den anderen Pflanzenklassen. Fassen wir unter diesen zunächst die den Phanerogamen nächstverwandten Coniferen ins Auge, so gilt allerdings auch hier, dass innerhalb der vegetativen Region Sprossknospen nur in Blattaxeln entstehen, aber mit dem Unterschied, dass bei überaus zahlreichen Blättern doch nur wenige derselben in ihren Axeln Vegetationspunkte erzeugen: trotz der reichlichen und schönen Verzweigung der Coniferen ist dieselbe der Anlage nach im Vergleich zu der der Mono- und Dicotylen doch nur eine mangelhafte. Bei den Gefäßkryptogamen aber, und so weit es bekannt ist, bei den Muscineen und Algen ist überhaupt die Bildung secundärer Vegetationspunkte oder die Verzweigung der vegetativen Sprosse nicht an die Blattaxeln gebunden, wenn auch immerhin die Neigung bestehen bleibt, dass Seitensprosse neben oder unter der Insertion einzelner Blätter zum Vorschein kommen. Es wäre jedoch für unseren Zweck überflüssig, die einzelnen genauer untersuchten Fälle hier ausführlicher zu behandeln.

Bisher hatten wir bei der Verzweigung den gewöhnlichen Fall ins Auge gefasst, dass neue Sprossvegetationspunkte seitlich aus einem Vegetationspunkt oder aus einer Sprossaxe oder aus einer Blattbasis entspringen, wobei der mütterliche Vegetationspunkt selbst ungestört fortwächst. Viel seltener und nur auf wenige kleine Abtheilungen des Pflanzenreiches beschränkt ist dagegen die sogenannte Dichotomie der Vegetationspunkte, als deren

ıarakteristisches Merkmal wir annehmen dürfen, dass das embryonale ewebe eines gegebenen Vegetationspunktes zwei Scheitelpunkte gewinnt, ıss jeder derselben nunmehr den Scheitel eines neuen Vegetationspunktes ırstellt, dass also die embryonale Substanz eines Vegetationspunktes in ʼei dicht neben einander liegende und gleichwerthige Vegetationspunkte :h gewissermaßen spaltet. Besonders ır tritt dieser Fall hervor, wenn eine heitelzelle vorhanden ist und aus dieser ʼei neue Scheitelzellen entstehen, deren le nunmehr ihre Segmente bildet, wie ı es in der vorigen Vorlesung bei Fig. 291 reits angedeutet habe, und die hier benanstehende Fig. 312 mag das aus der :hotomie hervorgehende Verzweigungs-ıtem derselben Pflanze versinnlichen. n bemerkt, wie am Scheitel der Sprosse e Einkerbung auftritt und wie die rechts l links davon liegenden Ausbuchtungen iter wachsend sich als Auszweigungen ; Sprosses darstellen. Complicirter wer-ı die Verhältnisse einer Dichotomie lich dann, wenn es sich um blattbil-ıde Sprosse handelt, wie bei den Lyco-liaceen, wo sämmtliche Gattungen und Arten nicht nur an den Sprossen, dern auch an den Wurzeln sich dichotomisch verzweigen. Gegenüber gewöhnlichen seitlichen oder, wie man es auch nennt, monopodialen ʼzweigung tritt hier jedoch als charakteristisches Merkmal auf, dass die lung der beiden neuen Vegetationspunkte aus dem alten nicht nur ːrhaupt oberhalb des jüngsten Blattes stattfindet (weil sie eben vom ıeitel selbst ausgeht), sondern auch überhaupt in gar keiner Beziehung den vorher entstandenen Blättern steht.

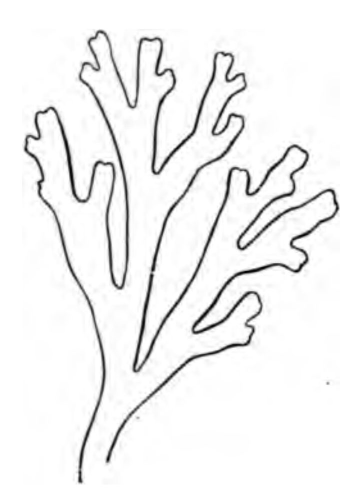


Fig. 312. Dichotomisch verzweigter Spross von Dictyota dichotoma (einer Meeres-Alge).

Einen lange Zeit missverstandenen, aber doch sehr einfachen Fall der :hotomie, der im Grunde nicht wesentlich verschieden ist von den bisher ıannten, findet man bei den Lebermoosen mit bandförmig breitem krie-ːndem Spross, besonders den Marchantieen und blattlosen Jungerman-ːn. Sieht man nämlich ab von den bis ins kleinste Detail studirten Zell-ːilungsfolgen, sowie von dem Vorhandensein oder Fehlen einer Scheitel-lle, so stellt sich hier die Dichotomie dadurch her, dass die Gruppe ıbryonalen Gewebes am Grunde der schon früher beschriebenen tiefen ıbuchtung, wie umstehende Fig. 313 zeigt, sich ein wenig verbreitert, ʼrauf der mittlere Theil dieses embryonalen Gewebes sich mit lebhafterem achsthum in Dauergewebe umwandelt, welches nun in Form eines vorn

ausgewölbten Keils sich vordrängt, während rechts und links da
Reste des embryonalen Gewebes als solches erhalten bleiben und n
zwei aus einem hervorgegangene Vegetationspunkte darstellen.

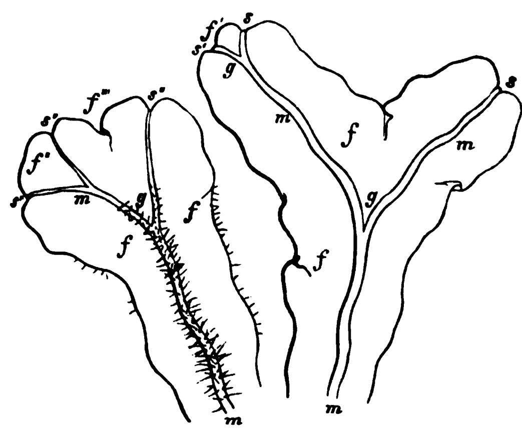


Fig. 313. Flacher dichotomisch verzweigter Spross von *Metzgeria furcata*, ungefähr 15 mal
m m mehrschichtiger Mittelnerv, bei *g g* dichotomisch; bei *s s* die Vegetationspunkte, vo
flügelförmigen Auswüchsen *f*, *f'*, *f''* überragt.

Durch alle bisher genannten Neubildungen von Sprossvege
punkten wird übrigens nur der Grundriss oder eine vorläufige Ski
künftig sich wirklich weiter entwickelnden Verzweigungssystems ge
nur in selteneren Fällen kommen alle Sprossvegetationspunkte, welc
und nach aus einander und in letzter Instanz aus dem primären Kei
entstanden sind, zu voller Entwicklung; sehr häufig geschieht dies
einigen wenigen, während die anderen in Ruhezustand übergehen, u
weder in der nächsten Vegetationsperiode zur vollen Entwicklung
langen oder auch auf unbestimmte Zeit hinaus als sogenannte sch
Augen bei vielen Laubhölzern ein kümmerliches Dasein zu frist
durch Wegnahme der kräftig entfalteten Sprosse ihnen Gelegen
weiterer Entwicklung gegeben wird. Das Austreiben zahlreicher S
aus der Rinde älterer Äste und Stämme von Laubhölzern, wenn die
theile abgeschnitten worden sind, besteht in diesem plötzlichen Er
dieser schlafenden Knospen, die oft viele Jahre vorher angelegt
sind, als der betreffende Stammtheil selbst noch im Knospenzusta
befand. Solche schlafende Augen dürfen nicht mit den nachher z
beschreibenden adventiven Sprossen verwechselt werden.

Gleich den Blättern entstehen auch die neuen Seitensprosse ge
lich exogen oder oberflächlich, so dass nicht nur innere Gewebesch
sondern auch die äußerste des Vegetationspunktes an ihrer Entstehu
betheiligen und später also eine vollständige Continuität der Gewebes
geradeso wie bei den Blättern herbeigeführt wird. Man glaubte lan
dass von dieser sehr allgemeinen Regel besonders die Equisete

Ausnahme machten: in der That findet man auf Längsschnitten durch die Knospen ihrer Halme die in den Axeln der Blattscheiden sitzenden Seitenknospen von dem Gewebe der Hauptsprosse vollständig eingehüllt, ähnlich wie bei den Wurzeln; allein genauere Nachforschungen haben gezeigt, dass dies nur eine nachträgliche Veränderung ist, da die allerjüngsten Knospen-

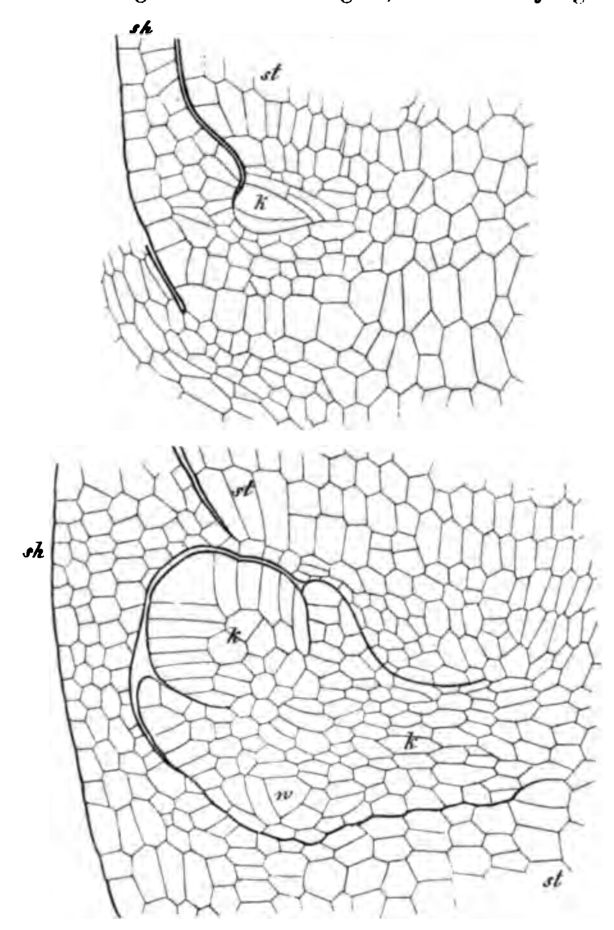


Fig. 314 und 315. Entstehung eines Seitensprosses von Equisetum nach JANCZEWSKI. — Fig. 314 (oben) erste Anlage bei *k*. — Fig. 315 (unten) weiter ausgebildete Knospe *k* mit der Wurzelanlage *w*. — In beiden Figuren ist *st* das Internodium oberhalb des Scheidenblattes *sh* (stark vergr.).

anlagen oder seitlichen Vegetationspunkte auch bei den Equiseten aus oberflächlichen Gewebeschichten des erzeugenden Vegetationspunktes hervorgehen. Ganz ähnlich, wenn auch verwickelter sind die Verhältnisse bei zweien unserer in Gärten viel kultivirten Laubhölzer, dem Symphoricarpus und den Gleditschien. Nur einige Worte über die letzteren: die Dornen an den Laubsprossen sind die ursprünglichen Axelsprosse der Laubblätter, sie rücken durch das Wachsthum der Mutteraxe jedoch ziemlich weit von

der Blattaxel aufwärts fort; dabei entstehen aber progressiv gegen die Blattaxel hinzielend eine Reihe weiterer Knospen, indem sich offenbar an der Blattaxel embryonales Gewebe längere Zeit als solches erhält. Diese später entstandenen Knospen nun bleiben zunächst sehr klein, werden im Laufe derselben Vegetationsperiode, wie HANSEN festgestellt hat, von der Rinde des Muttersprosses so umwachsen und überwallt, dass es im nächsten Frühjahr, wenn sie auszutreiben beginnen, aussieht, als ob sie im Innern der Rinde, die sie nun durchbrechen, entstanden wären. Wie überhaupt die Biologie der Pflanzen tausendfältig Beispiele dafür liefert, dass junge Knospen für künftige Vegetationsperioden aufbewahrt und in der mannigfaltigsten Weise umhüllt und geschützt werden, so finden wir auch bei manchen Holzpflanzen, z. B. bei Virgilia lutea, dass die breite Blattbasis ihre Axelknospe so vollständig umwallt, dass äußerlich gar nichts von ihr zu sehen ist, sie vielmehr erst nach dem Wegnehmen des Blattstiels zum Vorschein kommt.|

Gegenüber all diesen verschiedenen Fällen nur scheinbar endogener Entstehung von Sprossknospen scheint es jedoch, zumal bei den phanerogamischen Schmarotzern, dass Blüthen und Blüthenstände im Innern des vorher mehr oder weniger formlosen Gewebekörpers entstehen, so dass bei den Balanophoren, Rafflesiaceen und vielleicht auch bei den Orobanchen diese Fortpflanzungssprosse erst eine Gewebehülle durchbrechen müssen, wenn sie sich zu strecken beginnen (vergl. Fig. 18 p. 36). Indes bedarf die Sache noch weiterer Untersuchung, und dies gilt vielleicht auch von gewissen Sprossvegetationspunkten der Jungmannien unter den Lebermoosen, bei denen LEITGEB endogene Entstehung annimmt.

Dagegen ist die endogene Entstehung eine allgemeine Eigenschaft der Wurzelvegetationspunkte, worüber schon in der organographischen Einleitung pag. 21 das Nöthigste gesagt wurde. Hier mag nur noch die Bemerkung Raum finden, dass die jungen Seitenwurzeln an der Mutterwurzel gewöhnlich erst weit entfernt von deren Vegetationspunkt zum Vorschein kommen. Dies schließt jedoch nicht aus, dass sie bereits in der Nähe des mütterlichen Vegetationspunktes oder in diesem selbst angelegt worden sind. Leider fehlt es trotz der zahllosen Untersuchungen von Wurzelspitzen an besonderen Untersuchungen über diese Frage; nur soviel ist gewiss, dass in manchen Fällen die ersten sichtbaren Rudimente junger Wurzelvegetationspunkte schon einige Zehntel Millimtr. hinter der Spitze der Mutterwurzel aufzufinden sind. Dass die jungen Wurzeln aus einer besonderen einfachen Gewebeschicht am Umfang des axilen Stranges der Mutterwurzel und zwar den Gefäßsträngen entsprechend, in zwei, drei oder mehr Längsreihen progressive entstehen, wurde ebenfalls schon in der Organographie erwähnt; da aber die ersten Anfänge dieser Gewebedifferenzirungen bis gegen die Spitze des Vegetationspunktes in der Mutterwurzel kenntlich sind, so wird durch die angegebenen Beziehungen nicht

ausgeschlossen, dass die Vegetationspunkte der Nebenwurzeln schon in dem embryonalen Gewebe am Vegetationspunkt der Mutterwurzel angelegt werden. Während jene nun sehr langsam sich ausbilden, wächst die Spitze der letzteren rasch in die Länge und so scheint es dann, als ob sie weit vom mütterlichen Vegetationspunkt entfernt entstanden wären. Bei dem Mangel an sicheren Beobachtungen in dieser Beziehung, die mit sehr beträchtlichen Schwierigkeiten verbunden sind, muss vorläufig jedoch auch der Fall ins Auge gefasst werden, dass wirklich die erste Anlage junger Wurzeln auch entfernt vom mütterlichen Vegetationspunkt stattfinden könne; in diesem Falle aber würde sich die weitere Annahme darbieten, dass die den axilen Strang umgebende Gewebeschicht, aus welcher die jungen Wurzeln entspringen, Reste von embryonaler Substanz aus dem Vegetationspunkt stammend enthalte. Diese Gewebeschicht würde sich dann bezüglich der Organbildung ähnlich verhalten wie das Cambium der Holzpflanzen betreffs der Gewebebildung, denn auch das Cambium können wir als eine dünne Schicht embryonalen Gewebes betrachten, welches aber nur in seltenen Fällen Vegetationspunkte von Sprossen hervorbringt. Es ist damit nichts Neues gesagt, denn früher bezeichnete man das Gewebe der Vegetationspunkte auch als Cambium.

Bisher haben wir uns ausschließlich mit der Bildung neuer Vegetationspunkte aus schon vorhandenen Vegetationspunkten oder noch allgemeiner gesagt, aus schon vorhandenem embryonalem Gewebe beschäftigt. Auf diesem Wege entsteht die gewöhnliche normale Verzweigung der Sprosse und Wurzeln, wird der Grund zu der gesammten, normalen Architektur einer Pflanze gelegt. Nun kommt es aber auch vor, dass neue Sprosse und Wurzeln an Orten entstehen, deren Gewebe bereits in den Dauerzustand übergegangen ist: in ausgewachsenen Wurzeln, an Interfoliartheilen von Sprossaxen, ganz besonders aber an Laubblättern, deren Gewebe bereits völlig differenzirt und ausgebildet ist, können in ziemlich zahlreichen Fällen neue Vegetationspunkte von Wurzeln und Sprossen auftreten. Diese Neubildungen bezeichne ich ausschließlich mit dem früher sehr vieldeutigen Namen adventiver Bildungen, womit schon gesagt ist, dass sie gewissermaßen etwas bloß Hinzukommendes, etwas für die gesammte normale Architektur der Pflanze Überflüssiges darstellen. Damit ist aber nicht gesagt, dass sie für die gesammte Biologie und Erhaltung der betreffenden Pflanzenformen überflüssig wären; vielmehr erscheinen die adventiven Wurzeln oft als wichtige Organe zur Stärkung eines Pflanzenindividuums, die adventiven Sprosse dagegen als Fortpflanzungsorgane, welche sich eher oder später als sogenannte Brutknospen von der Mutterpflanze ablösen und durch Bildung von Adventivwurzeln selbständig vegetirende Pflanzen werden.

Adventive Wurzeln können an den verschiedensten Orten zwischen schon vorhandenen Nebenwurzeln aus einer Hauptwurzel, an Sprossaxen,

aus Blättern, auch dicht unter dem Vegetationspunkt von Sprossen oft in großer Zahl entspringen und selbst für die normale Erhaltung des Pflanzenindividuums unentbehrlich werden, so z. B. bei vielen Farnkräutern und an den Ausläufern und Rhizomen zahlreicher anderer Pflanzen.

Viel seltener ist das Vorkommen adventiver Sprossknospen. Sie finden sich vorwiegend an bereits ausgebildeten oder jüngeren Blättern vor. Als besonders bekannte Beispiele mögen genannt sein die in den Kerben des Blattrandes von Bryophyllum calycinum, in den Winkeln an den Auszweigungen der Blattnerven von Cardamine pratensis und Nasturtium officinale regelmäßig entstehenden Brutknospen. Sehr auffallende Beispiele von solchen finden sich ferner bei Nymphaea micrantha auf dem Nabel des schildförmigen Blattes, bei verschiedenen Aroideen, z. B. Atherurus ternatus, wo die Adventivknospen sich knollen- oder zwiebelartig gestalten, um später frei werdend neue Pflanzenindividuen zu gründen. Auch bei ziemlich vielen anderen Monocotylen und Dicotylen treten im gewöhnlichen Lauf der Vegetation Adventivknospen an Laubblättern auf, die aber, solange das Mutterblatt kräftig vegetirt, so wie in den früher genannten Fällen, im Knospenzustand verharren. Besonders häufig sind adventive Sprossungen an den großen Laubblättern der Farnkräuter: ganz regelmäßig treten sie in den Winkeln der fiederlappigen Blattspreiten von Ceratopteris thalictroides, auf der Mittelrippe von Asplenium caudatum, decussatum und anderer Arten dieser Gattung, ferner auf der Unterseite der Mittelrippe von Woodwardia radicans und in anderen Fällen auf; sie wachsen hier, ähnlich wie bei Cardamine, noch in Verbindung mit dem Mutterblatt, zu kräftigen vielfach bewurzelten Pflanzen heran, welche eher oder später von dem Mutterblatt befreit sofort kräftig weiter vegetiren können. Zu den interessantesten Fällen dieser Art gehört ferner die Bildung von Adventivknospen auf der Rückenseite der lebendigen Basalstücke älterer Laubblätter von Aspidium filix mas (unseres gemeinen Waldfarns), weil diese Pflanze außer diesen übrigens sehr vereinzelt vorkommenden adventiven Sprossen gar keine Seitensprosse bildet und keine normale Verzweigung besitzt. Dass auch aus den Wurzeln der Gefäßpflanzen nicht selten Adventivsprosse entspringen, aus denen dann neue selbstständig wachsende Pflanzen hervorgehen,



Fig. 316. *Asplenium decussatum*; mittlerer Theil eines erwachsenen Blattes, dessen Mittelrippe *st* die Lacinien *ll* trägt; an der Basis der einen ist die Knospe *K* entstanden, die auch bereits eine Wurzel getrieben hat (nat. Gr.).

vie bei Robinia, Ailanthus und unter den Farnen z. B. auch bei Ophio-
lossum, wurde schon in der organographischen Einleitung erwähnt und
ierher können wir in gewissem Sinne auch die Erzeugung von Spross-
nospen aus Wurzelvegetationspunkten, die dort pag. 29 erwähnt wurde,
echnen.

Gegenüber der früher von HOFMEISTER vertretenen Ansicht, dass alle
dventiven Vegetationspunkte im Inneren des Gewebes entstehen und dass
lle so entstehenden als adventive zu bezeichnen sind, ist hervorzuheben,
ass dann fast alle Wurzeln als adventive zu betrachten wären; und was
ie adventiven Sprosse betrifft, so ist durch neuere Untersuchungen, spe-
iell durch die von HANSEN an Cardamine, Nasturtium und Atherurus ge-
achten nachgewiesen und für die übrigen Fälle sehr wahrscheinlich, dass
ie durchaus nicht endogen, sondern exogen entstehen, d. h. HANSEN zeigte,
ass in den genannten Fällen in der Epidermis und dem Rindengewebe schon
usgebildeter Blätter an den betreffenden Punkten Zelltheilungen und an-
ere Veränderungen nach verschiedenen Richtungen hin eintreten, durch
elche das Dauergewebe in embryonales Gewebe umgewandelt wird,
elches sich nun sofort zu einem kegelförmigen Vegetationspunkt consti-
uirt, aus welchem Blätter und später Wurzeln hervorwachsen.

Hält man an der oben gegebenen Definition fest, alle aus bereits diffe-
enzirtem Dauergewebe hervorgehenden Vegetationspunkte als adventive
u betrachten, so müssen wir auch die Entstehung der belaubten Stämm-
hen der Laubmoose sammt und sonders als adventive betrachten; denn,
ie schon in der organographischen Einleitung mitgetheilt wurde und aus
nserer Fig. 317 zu ersehen ist, entstehen dieselben aus gewissen Zellen des
rotonemas, welche bereits den Charakter von Dauerzellen angenommen
aben. Hier wie in anderen Fällen zeigt sich eben, dass scharfe begriffliche
bgrenzungen der Natur gegenüber immer als unzureichend erscheinen:
enn wenn wir in den adventiven Bildungen bei höheren Pflanzen etwas
ir die Architektur derselben Überflüssiges erkannten, so kann dies im
all der Laubmoose nicht mehr gelten.

In gewissem Sinne schließt sich den adventiven Sprossungen bei den
nfach organisirten Lebermoosen, Algen und manchen Pilzen die Bildung
genannter Brutzellen an: die Protoplasmakörper bereits ausgewachsener
lattzellen oder sonstiger Organe können aus dem bisherigen Gewebe-
rband austreten, sich mit neuer Zellhaut umgeben und nach einer Ruhe-
riode zu neuen Pflanzen auswachsen.

All diese Vorkommnisse adventiver Sprossungen widersprechen an-
heinend unserem früher aufgestellten Satz, dass alle Organbildung im
anzenreich vom embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte ausgeht,
lches wir seinerseits als einen Abkömmling der embryonalen Substanz
r befruchteten Eizelle betrachteten. Allein Erwägungen von allgemeine-
ı Gesichtspunkten aus, auf welche ich später zurückkomme, lassen diesen

Widerspruch als irrelevant erscheinen: wie sich die so allgemein vorkommenden Vegetationspunkte doch dem allgemeineren Begriff des embryonalen Gewebes unterordnen, so erscheint auch dieses letztere wieder nur als eine Ansammlung embryonaler Substanz, die sich bei dem Ernährungsprocess der Pflanzen bildet und je nach Umständen an bestimmten Orten ansammelt.

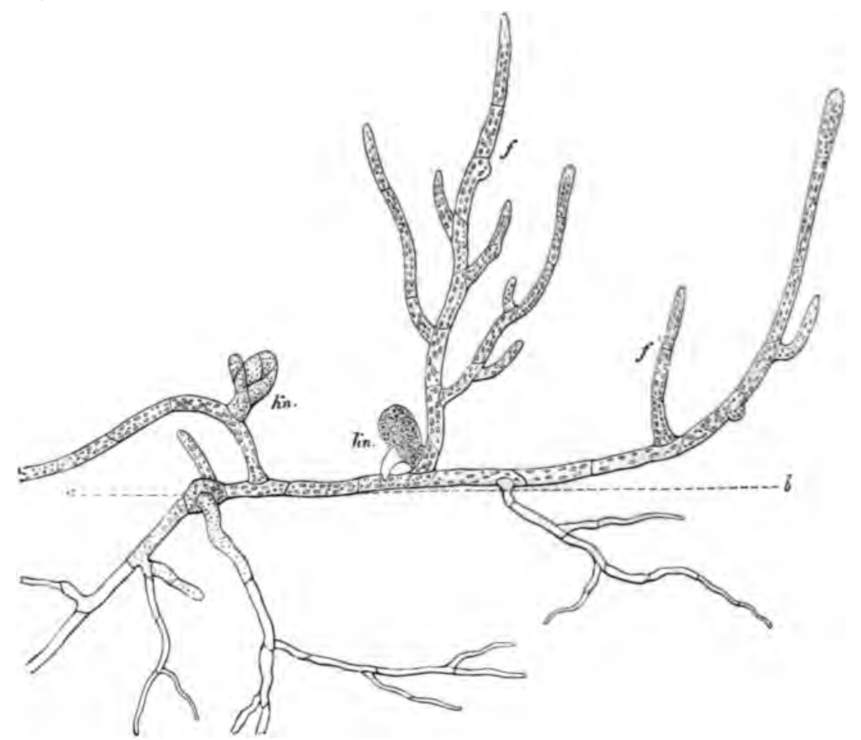


Fig. 317. Protonema von Funaria hygrometrica (Laubmoos). — *a b* Bodenoberfläche, auf welcher die Spore bei *a* gekeimt hat. — *kn* Moosknospen an den Protonemasprossen *f f*.

In den bisher betrachteten Fällen adventiver Sprossung und Wurzelbildung tritt dieselbe bei den betreffenden Pflanzenarten an specifisch bestimmten Punkten ein und gehört im Übrigen zu den normalen Lebenserscheinungen. Ich werde jedoch bei anderer Gelegenheit und von anderen Gesichtspunkten ausgehend noch mitzutheilen haben, dass adventive Vegetationspunkte an beinahe beliebigen Stellen älterer Pflanzentheile, wenn dieselben abgeschnitten oder verletzt worden sind, entstehen können und dass auf diese Weise aus abgetrennten Spross- und Wurzeltheilen zahlreicher Pflanzen neue bewurzelte Sprosse entstehen können. Es ist jedoch besser, diese Vorkommnisse später einer besonderen Betrachtung zu unterwerfen, weil bei ihnen besonders deutlich die Einwirkung äußerer Kräfte auf die Anlage neuer Pflanzenorgane constatirt werden kann.

Anmerkung zur XXVIII. Vorlesung.

Die hier behandelten Wachsthumserscheinungen sind es, welche ganz vorwiegend Gegenstand der so überaus reichen morphologischen Literatur enthalten. Eine spe-ere Betrachtung der hierher gehörigen Erscheinungen würde zu einer morpholo-ıen Übersicht des natürlichen Systems führen; in der allgemeinen Fassung jedoch, ich sie in der vorausgehenden Vorlesung versucht habe, gehören diese Erscheinun-auch der Physiologie an, ja sie bilden in gewissem Sinne eine von den Grundlagen Physiologie des Wachsthums.

Bei diesem Sachverhalt hätte es kaum einen Zweck, diese oder jene Abhandlung leweismaterial namhaft zu machen, dagegen dürfte es denjenigen Lesern, welche ler botanischen Literatur unbekannt weitere Belehrung suchen, doch willkommen hier eine Reihe der wichtigsten unseren Gegenstand betreffenden Arbeiten genannt ıden. Ich hebe zu diesem Zweck diejenigen hervor, aus denen ich selbst in frühe-ahren die beste Belehrung geschöpft habe; vor Allem die grundlegenden Arbeiten ELI's in folgenden Werken:

Zeitschrift für wiss. Bot. von SCHLEIDEN und NAEGELI, Zürich 1844—46, die Auf-über Caulerpa, Delesseria, Wachsthumsgeschichte der Laub- und Lebermoose, iphonia und einige andere Abhandlungen, sodann

Pflanzenphysiol. Untersuchungen von NAEGELI und CRAMER, Heft 1, 1855, Wachs-sgeschichte von Pterothamnium, Hypoglossum, Sphagnumblatt, Araliablatt, ferner 3, Über Lycopodium und Equisetum von CRAMER.

Ferner Beiträge zur wiss. Bot. von NAEGELI, 1. Heft, Leipzig 1858, Über das Wachs-des Stammes und der Wurzeln von Gefäßpflanzen, und Heft 4, Entstehung und ısthum der Wurzeln von NAEGELI und LEITGEB, München 1867. — Über Wurzeln ist r zu empfehlen: »Recherches sur l'accroissement terminal des racines par EDOUARD SCZEWSKI, Ann. des sciences nat. 5e Série, Paris 1874 und

Über den Vegetationspunkt der Angiospermenwurzeln von H. G. HOLLE, bot. Zei-1876, No. 16.

Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes. Dissertation von A. W. EICHLER, Mar-1861.

Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen von JOHANNES HAN-: Festschrift der niederrhein. Ges. für Natur- u. Heilkunde.

Traité d'organogénie comparée de la fleur par J. B. PAYER, Paris 1857.

Recherches sur la ramification des Phanérogames par M. EUG. WARMING, Kopen-n 1872.

Die Coniferen und die Gnetaceen von STRASBURGER, Jena 1872.

Dass sich neben diesen umfassenderen Bearbeitungen noch eine große Zahl anderer haft machen ließe, wurde schon gesagt.

XXIX. Vorlesung.

Wachsthumsaxe, Polarität, Lateralität, Stellungsverhältnisse.

Die in der Überschrift genannten Worte bezeichnen eine Reihe von räumlichen Beziehungen innerhalb der Pflanzenform, deren Betrachtung wir hier nicht ganz umgehen können, weil wir dadurch gewisse allgemeinere Wachsthumsvorgänge zu einer klareren Vorstellung bringen, und zugleich zeigt es sich, dass eine Reihe der allerwichtigsten Beziehungen zwischen Wachsthum und äußeren Einwirkungen, also Reizerscheinungen, erst dann begreiflich werden, wenn wir einmal von den sinnenfälligen Gestaltungsverhältnissen abstrahiren und diese nur der Abstraktion zugänglichen Beziehungen ins Auge fassen.

An jedem Organ unterscheidet man leicht zwei einander entgegengesetzte Enden, die wir als **Basis** und **Scheitel** bezeichnen können[1]. Die Basis bezeichnet den Ort, wo das Organ aus seinem Mutterorgan entspringt und an diesem befestigt ist; das andere Ende, der Scheitel, ist dagegen frei und beweglich. Indem das Organ sich verlängert, ist es der Scheitel desselben, welcher durch das zwischen ihm und der Basis stattfindende Wachsthum vorwärts gestoßen, im Raume fortbewegt wird. Wenn die Knospe am Ende eines Sprosses oder der Vegetationspunkt einer Wurzel nach und nach in senkrechter horizontaler oder schiefer Richtung einen Weg von mehreren Centimetern oder auch mehreren Metern zurücklegt, so geschieht es durch das Wachsthum zwischen Scheitel und Basis, durch die Einlagerung neuer Substanz, und weil eben die Basis fest ist, die Knospe mit dem Scheitel aber frei, so ist es diese letztere, welche im Raume sich fortbewegt.

Eine Linie, welche im Innern des Organes von der Basis zum Scheitel laufend gedacht wird, giebt die Längsrichtung oder die Richtung des Längenwachsthums an und eine Ebene, welche diese Linie aufnimmt, ist ein Längsschnitt; jede darauf rechtwinklig stehende Fläche ist ein Querschnitt.

Liegt der Vegetationspunkt am freien Ende, am Scheitel des Organes, so ist die Basis des letzteren der älteste Theil desselben und jeder Quer-

hnitt trifft einen um so jüngeren Theil, je näher er dem scheitelständigen getationspunkt liegt. Liegt aber das embryonale, den Vegetationspunkt präsentirende Gewebe, wie es bei manchen Blättern, Internodien und ıst vorkommt, an der Basis des Organs, so ist das Altersverhältniss das ıgekehrte.

Mit der Längsrichtung ist noch nicht ohne Weiteres die Lage der achsthumsaxe in einem Organ bezeichnet. Um diese genauer zu defien, muss man die Querschnitte des betreffenden Organs in Betracht zien: im Querschnitt eines jeden Organs findet sich ein Punkt, der sich beffs des äußeren Umrisses und der anatomischen Struktur als organischer ttelpunkt darstellt: jedes kleinere Flächenstück des Querschnittes zeigt seiner Struktur eine der Peripherie und eine diesem organischen Cenım zugekehrte Seite und wird seitlich von Linien begrenzt, die wir als Radien des Querschnittes bezeichnen können. Sowie das organische ntrum keineswegs mit dem geometrischen Mittelpunkt des Querschnittes sammenzufallen braucht, so sind auch die Radien nicht immer gerade,

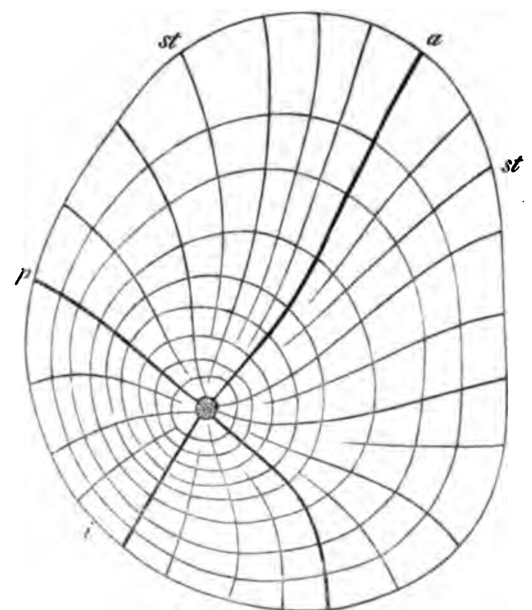


Fig. 318. Querschnitt des Holzkörpers eines Lindenstammes.

ndern oft krumme Linien, wie die Betrachtung der Fig. 318 ohne Weite- erkennen lässt. Ganz allgemein erscheint die innere Struktur der Orne gleichzeitig peripherisch geschichtet und radial geordnet, wie man an em Holzquerschnitt sehr deutlich wahrnimmt; aber auch jedes Haar, bst Blattstiele und Blattflächen, sowie die Querschnitte von einzelnen len lassen sich dieser Betrachtung unterordnen. — Denkt man sich nun

die organischen Mittelpunkte aller Querschnitte eines Organs (einer Spros
axe, einer Blattrippe, einer Wurzel u. s. w.) unter sich durch eine Lin
verbunden, so ist dies die Längsaxe oder auch die **Wachsthumsaxe** d
Organs, und je nach Umständen kann auch diese eine gerade oder g
krümmte Linie sein, oder sie kann, wenn sie anfangs gerade war, spät
sich krümmen oder umgekehrt. Eine Ebene, welche die Wachsthumsa
in sich enthält, ist ein axiler Läng
schnitt; ist die Axe in einer Ebe
gekrümmt, so giebt es natürlich n
einen axilen Längsschnitt, ist ab
das Organ selbst schraubenförmi
so beschreibt auch die Wachsthum
axe eine Schraubenlinie, die nic
in einer Ebene enthalten sei
kann.

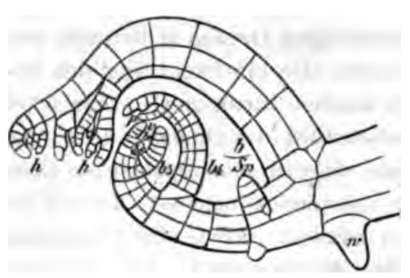


Fig. 319. Vorderer Theil eines Sprosses von Herposiphonia repens (einer Alge, Abtheilung der Florideen). — Aus der vorn aufwärts gekrümmten Sprossaxe, deren Vegetationspunkt bei *v* liegt, entspringen die ebenfalls gekrümmten Blätter b_1—b_5, der Seitenspross *Sp* und die Wurzel *w* (nach GOEBEL).

Gewöhnlich ist das Wachsthun
in der Richtung der Längsaxe intensiver, d. h. rascher oder ausdauernder oder beides zugleich, als in den Querrichtungen, wie die meisten Sprossaxen, Wurzeln, Blätter, Haare ohne Weiteres erkennen lassen. Für die allgemeine Begriffsbestimmung der Wachsthumsaxe ist dieses Merkmal jedoch nicht brauchbar: es giebt Fälle, wo das Wachsthum quer zur Längsaxe ausgiebiger als parallel mit dieser stattfindet, so z. B. am Stamm der Isoëten, an den kurzen und breiten Früchten mancher Kürbisvarietäten, bei manchen Blättern, welche mehr breit als lang sind. Jedoch kann dadurch niemals ein Zweifel betreffs der Wachsthumsaxe entstehen, denn man ist immer im Stande mit völliger Gewissheit zu bestimmen, ob man den Quer- oder Längsschnitt eines Organs vor sich hat, und bei einiger Übung genügt selbst ein ganz kleiner Theil eines Quer- oder Längsschnittes, um seine wahre Natur zu erkennen.

Ist das Wachsthum in Richtung der Axe in dem früher angegebenen Sinne unbegrenzt, so wiederholen sich in Richtung derselben sowohl die äußeren Organbildungen, wie die inneren Strukturverhältnisse; das Organ gliedert sich in eine Reihe von Abschnitten, welche man mit einem im Thierreich bereits angewandten Ausdruck als Metameren bezeichnen kann: die einzelnen Internodien eines Sprosses mit den zugehörigen Blättern oder Blattquirlen, Seitenknospen und sonstigen Organen repräsentiren diese Metameren. Schließt dagegen der freie Vegetationspunkt eines Sprosses oder Blattes normal mit Bildung eines besonderen Organes ab, so können ebenfalls Metameren vorhanden sein, dieselben sind jedoch nicht gleichartig unter sich, sondern es findet von der Basis nach dem Scheitel hin eine Metamorphose derselben statt, die besonders deutlich z. B. hervortritt in den verschiedenen Formen der Laubblätter an aufrechten Sprossaxen, welche

mit einer endständigen Blüthe abschließen (Ranunculus acer, Papaver somniferum). Dagegen bestehen die Sprosse vieler horizontal kriechenden oder kletternden Pflanzen aus unter sich gleichartigen Metameren, so z. B. Lysimachia nummularia, Cucurbita, Glechoma, Marsilia u. s. w.

Mit dem Vorhandensein einer Wachsthumsaxe ist nicht nothwendig gesagt, dass auch ein Gegensatz von Basis und Scheitel vorhanden sein müsse, obwohl andere Fälle nur in sehr niederen Regionen unter den Algen vorkommen dürften. So haben z. B. die Algenfäden von Spirogyra, Sphaeroplea, ebenso die fadenförmigen Zellfamilien der Desmidieen und Diatomeen jedenfalls eine Längsaxe, ohne dass die beiden Enden des Fadens einen Gegensatz von Scheitel und Basis erkennen lassen, und mit diesem Verhalten hängt es zusammen, dass derartige Pflanzen auch mit keinem Ende an einem Substrat befestigt sind; nicht einmal eine deutliche Wachsthumsaxe, sondern nur einen Mittelpunkt, um welchen herum sich die gesammte Organisation nach allen Seiten mehr oder weniger gleichartig anordnet, finden wir bei den kugelförmigen Zellenfamilien der Volvocineen; und manche flach scheibenförmig ausgebreiteten Algen wie z. B. Pediastrum, Coleochaete scutata können bezüglich ihrer Wachsthumsverhältnisse so aufgefasst werden, als ob sie eine dünne Querscheibe aus einer radiär gebauten Sprossaxe darstellten.

Der gewöhnliche Fall ist aber der der polaren Ausbildung, nämlich so, dass längs einer Wachsthumsaxe die äußere und innere Organisation eine besondere Anordnung in der Weise erkennen lässt, dass alle Organisationsverhältnisse von der Basis nach der Spitze hinweisen. Sehr deutlich z. B. bei fast allen Sprossen, wo man selbst an kleineren Bruchstücken mit größter Deutlichkeit angeben kann, was Vorder- und Hinterende, was basales oder apicales Ende sei, nur bei Wurzeln ohne Spitze könnten in dieser Beziehung ohne genaue Untersuchung Zweifel obwalten. Die Polarität, von der ich hier rede, bedeutet also eine in Richtung der Längsaxe fortschreitende Differenzirung, die mit der eines Magneten, wenigstens soweit es die innerste Natur, die Reaktionsfähigkeit betrifft, einigermaßen verglichen werden kann.

Schärfer ausgeprägt erscheint aber die Polarität, wenn bei der Entstehung eines neuen Pflanzenindividuums aus einer Spore oder einer Eizelle sofort ein deutlicher Gegensatz von Wurzelende und Sprossende kenntlich wird. In einfachster und schönster Form ist dies an den eirunden Schwärmsporen zahlreicher Algen der Fall; das schmälere und farblose, bei der Schwimmbewegung vorausgehende und mit Cilien besetzte Ende stellt schon jetzt vor der Keimung den Wurzelpol dar, während das andere, dicke, grüne Ende als Sprosspol bezeichnet werden kann. Mit dem Wurzelpol haftet die Schwärmspore später an einem festen Körper an und hier entwickelt sich das wurzelähnliche Haftorgan, während der freie Sprosspol sich zu einem einfachen oder verzweigten Spross entwickelt. Es ist hier

nicht der Ort, auf zahlreiche andere Fälle einzugehen und ich verweis daher sogleich auf das Verhalten der jungen Embryonen der Gefäßpflanzen auch hier macht sich, wie an einer Schwärmspore, schon frühzeitig de Gegensatz zwischen Wurzelpol und Sprosspol kenntlich und wenn der Embryo einigermaßen weiter entwickelt ist, besonders bei den Phanerogamen im reifen Samen, so besteht er wirklich bereits an dem einen Ende au Wurzel, an dem anderen aus dem erstei Spross. Dass diese beiden Pole, die schon an der befruchteten Eizelle auftreten, später als Wurzel und Spross zur Geltung kommen, nicht etwa bloß eine äußerliche formale, sondern eine das ganze Wesen des Pflanzenkörpers beherrschende Bedeutung haben, folgt nicht bloß aus den verschiedenen Wachsthumsverhältnissen von Wurzel und Spross, sondern eben so sehr aus der Reaktion beider Theile gegen äußere Einwirkungen oder was dasselbe bedeutet, aus ihrer Reizbarkeit, und gerade die Reizerscheinungen, welche an allen Pflanzentheilen ohne Ausnahme auftreten, werden erst dann allseitig klar und verständlich, wenn man die Polarität der Organe mit in Betracht zieht: dass ein Baum seine Krone in der Luft, seine Wurzel in der Erde entfaltet, ist in letzter Instanz zurückzuführen auf die schon in der befruchteten Eizelle vorhandene Polarität von Wurzel- und Sprossende, durch welche die Reaktionsfähigkeit gegen Licht, Schwere u. s. w. in der Weise vertheilt wird, dass eben der aufrechte Stand des Baumes schließlich daraus resultirt: was freilich erst dann verständlich werden kann, wenn man die Erscheinungen des Geotropismus und Heliotropismus näher kennt. Das eben Gesagte soll nur darauf hinweisen, dass es nicht etwa bloße Spielerei mit leeren Begriffen ist, wenn wir von einer Polarität in der Pflanze reden: sie beherrscht vielmehr das gesammte Leben und Wachsthum derselben.

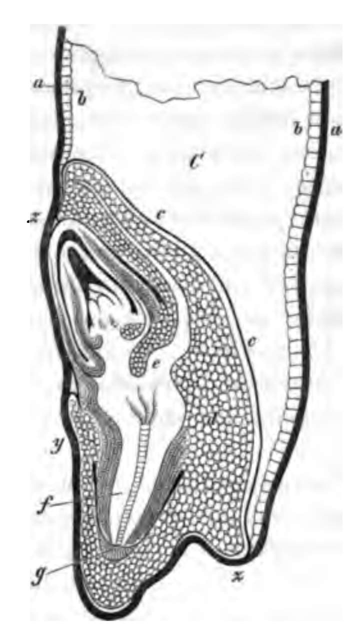


Fig. 320. Längsschnitt durch den Embryo eines Weizenkorns, von welch letzterem nur der untere Theil *axa* vorhanden ist; *C* unterer Theil des Endosperms — *f* erste Wurzel, *g* Haube derselben — *cc* das sogenannte Scutellum, Saugorgan der Keimpflanze.

Die auf der Erde hinkriechenden oder horizontal schwimmenden Pflanzen erfahren bei weiterer Entwicklung gewöhnlich eine Veränderung ihrer Polarität. Es kann dies bis zu dem Grade stattfinden, dass die ursprüngliche Keimwurzel abstirbt, wogegen auf der Unter- oder Schattenseite des fortwachsenden Sprosses Wurzeln zum Vorschein kommen, während die Oberseite desselben Sprosses Blätter und andere Organe erzeugt.

Auf diese Weise entstehen dorsiventrale Pflanzen, deren Sprossaxe eine Wurzelseite (Bauchseite) und eine, man könnte am besten sagen wirkliche Sprosssseite (Licht- oder Oberseite) besitzt. Es tritt also quer zur Wachsthumsaxe des Sprosses eine Polarität auf, die sonst in der Richtung der Sprossaxe selbst liegt. Ich komme indessen auf diese hochwichtige Thatsache, ohne welche das Leben sehr zahlreicher Pflanzen unverstanden bleibt, noch zurück.

Vorher ist es nöthig, uns allgemeiner über die Vertheilung der Organisationsverhältnisse auf dem Querschnitt oder überhaupt rings um die Wachsthumsaxe herum näher zu orientiren. Leider fehlt es an einem zweckmäßigen Wort zur Bezeichnung dessen, worauf es hier ankommt; in Ermangelung eines besseren kann man aber wohl die Bezeichnung Lateralität[2]) benutzen. Sie umfasst die beiden Fälle des radiären und dorsiventralen Wuchses. Auch diese anscheinend nur geometrischen Beziehungen sind gleich der Polarität in jeder Beziehung maßgebend für die äußere Form und innere Reaktionsfähigkeit der Organe gegen äußere Einwirkungen. Die ganze Lebensweise einer Pflanze oder eines einzelnen Organs hängt wesentlich mit davon ab, ob es dem radiären, bilateralen oder dorsiventralen Typus angehört. Vor Allem hängt es von diesen Eigenschaften ab, in welcher Richtung ein Organ seine normale Lage gewinnt.

Der radiäre Bau tritt am deutlichsten hervor auf dem Querschnitt der Wurzeln und der völlig senkrecht wachsenden Sprossaxen. Auf dem Querschnitt eines solchen Organs erscheinen die verschiedenen Gewebemassen nach 3, 4 oder mehr Richtungen hin so angeordnet, dass wenn man sich den Querschnitt halbirt denkt, die eine Hälfte ungefähr wie das Spiegelbild der anderen sich verhält und solcher Theilungen lassen sich 3, 4 oder mehr denken. Verzweigt sich ein radiär gebautes Organ, so treten die unter sich gleichartigen Auszweigungen nach 3, 4 oder mehr Richtungen an ihm hervor; besonders deutliche Beispiele liefern Sprosse mit quirlständigen Blättern, aber auch diejenigen mit schraubiger Anordnung der zerstreuten Blätter gehören hierher. Der radiäre Bau eines Organs tritt im Allge-

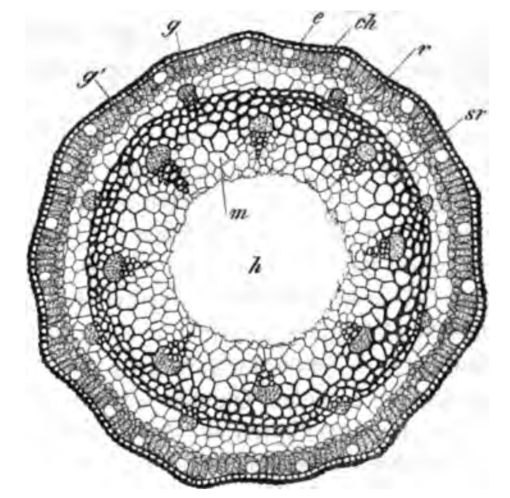


Fig. 321. Querschnitt des Blüthenschaftes von Allium Schoenoprasum, circa 30 mal vergrößert. — *e* die Epidermis; *ch* chlorophyllhaltiges, *r* farbloses Rindenparenchym; *m* Markparenchym; *g g'* Gefäßbündel; *sr* der Sklerenchymring.

meinen ebenso sehr in seiner anatomischen Struktur hervor, wie in seiner Fähigkeit, Auswüchse (Wurzeln, Blätter, Seitensprosse) zu erzeugen, aber vielleicht noch wichtiger ist und jedenfalls im engsten Zusammenhang damit steht die Thatsache, dass radiär gebaute Organe auch auf allen Seiten der Wachsthumsaxe für äußere Einwirkungen oder Reize in gleichem Grade empfindlich sind, oder wie ich es mit einem kürzeren Ausdruck bezeichnet habe, solche Organe sind orthotrop, d. h. wenn sie einer von außen her wirkenden Richtkraft unterliegen, der Gravitation, einem Lichtstrahl, so krümmen sie sich solange, bis die Wachsthumsaxe des Organs genau die Richtung der einwirkenden Kraft erlangt hat. Indessen soll hiermit nur die Wichtigkeit auch dieser Eigenschaft vorläufig angedeutet sein. Für den Augenblick wird es gut sein, den Leser an einigen leicht verständlichen Beispielen noch näher über den Sinn des Wortes: radiär zu orientiren.

Da der Ausdruck: radiär (ebenso bilateral und dorsiventral) sich bezieht auf die Anordnung der Organisationsverhältnisse rings um die Längsaxe eines Organs oder einer ganzen Pflanze, so werden die entsprechenden Verhältnisse am bequemsten auf einem Querschnitt wahrgenommen. Betreffs der Aussprossungen aus einer gemeinsamen Axe genügt nicht selten die bloße Oberansicht, wie in Fig. 322, um ein genügendes Bild der Anordnung zu gewinnen. Dass die hier in einem frühen Jugendzustand noch wesentlich aus embryonalem Gewebe bestehende Blüthe eine radiär gebaute ist, leuchtet sofort ein, wenn man aus dem Mittelpunkt des Fruchtknotens *f* drei gerade Linien nach den drei äußeren Blüthenhüllblättern *h* zieht und dieselben dann rückwärts verlängert. Durch jede dieser drei Linien wird die ganze Blüthe in je zwei nahezu symmetrische Hälften getheilt und dabei ist es gleichgiltig, welche von diesen drei Halbirungen man in Betracht zieht; die jedesmal entstandenen Hälften sind von gleicher Beschaffenheit. Sehr deutlich tritt der radiäre Bau bezüglich der Aussprossungen auch auf Querschnitten von Sprossknospen, wie in Fig. 323, hervor. Denkt man sich vom Mittelpunkt derselben, wo die Sprossaxe liegt, gerade Linien nach den mit 1, 2, 3, 4, 5 bezeichneten Punkten, welche in den Blattmittelrippen liegen, hingezogen und nach der anderen Seite verlängert, so erhält man fünf Theilungen des ganzen Systems, in welche sich auch die Querschnitte der folgenden Blätter 6, 7, 8, 9, 10 einordnen; nur darf man sich durch einige kleine Unregelmäßigkeiten nicht irre machen lassen; sie rühren zum Theil von dem gegenseitigen Druck der in den Knospenschuppen I—V dicht zusammengepackten Organe her, zum Theil aber sind sie durch das Zerschneiden künstlich veranlasst. Man bemerkt

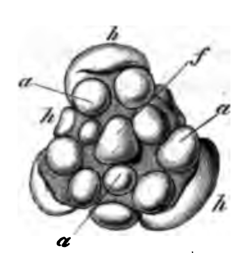


Fig. 322. Sehr junge, noch aus embryonalem Gewebe bestehende Blüthe von Rheum (Rhabarber) von oben gesehen. — *h* drei von den sechs Hüllblättern, *aa* die Antheren, in zwei Kreise geordnet. — *f* der Fruchtknoten. (Stark vergr.)

ıer, dass die Blätter, welche in der Altersfolge von 1—9 numerirt sind,
z der radiären Anordnung doch nicht, wie bei den vorigen Beispielen, in
ise zusammengestellt sind, vielmehr würde eine Besichtigung desselben
osses nach seiner Entfaltung, wenn die Interfoliartheile sich gestreckt
en, erkennen lassen, dass das Blatt 2 höher als 1, 3 höher als 2 u. s. w.
ht: die Blätter sind, wie man gewöhnlich sagt, spiralig um die Axe ge-
net, d. h. wenn man sich eine Linie um die Sprossaxe herumlaufend so
ıkt, dass sie die Punkte 1, 2, 3—9 in sich aufnimmt, so bildet dieselbe
e Schraubenlinie. Durch Längsschnitte wäre ein solcher Spross mit



Fig. 323. Querschnitt durch eine Winterknospe von Spiraea sorbifolia. — I—IV Knospenschuppen; 1—9 die fiedertheiligen Blätter mit ihren gleichartig numerirten Nebenblättern.

ralig geordneten Aussprossungen niemals in wirklich oder auch annä-
rnd symmetrische Hälften zu theilen, wie die vorhin betrachtete junge
lthe; trotzdem ist es aus physiologischen Gründen zweckmäßig, auch
sen sehr gewöhnlichen Fall als zum radiären Typus gehörig zu betrach-
: die Aussprossungen strahlen nicht aus gleichen Höhen nach fünf Rich-
gen, sondern aus verschiedenen Höhen der Sprossaxe, was für die
siologischen Consequenzen von untergeordneter Bedeutung ist. — Statt
s Querschnitts kann nun auch ein sogenanntes Diagramm zur Versinn-
ung der Anordnung nicht nur an einem einzelnen Spross, sondern auch
inem ganzen Sprosssystem dienen. Man denkt sich das Ganze gewisser-
en von oben her angesehen, verzeichnet auf dem Papier eine hin-

reichende Zahl concentrischer Kreise, welche gewissermaßen successive Querschnitte darstellen und zwar so, dass der äußerste Kreis dem untersten, die folgenden immer höheren Querschnitten entsprechen; auf diese Kreise trägt man die aus den verschiedenen Querschnitten hervorsprossenden Organe in der durch sorgfältiges Studium festgestellten Anordnung auf. Auf diese Weise ist unsere Fig. 324, ein Diagramm einer ganzen blühenden Pflanze von Euphorbia helioscopia mit Ausschluss der Wurzel, entstanden, wobei nur noch zu beachten ist, dass die Blätter *cc*, ferner 1—10 und die mittlere Figur *B*, welche die erste Endblüthe darstellt, zu derselben Sprossaxe gehören. Dagegen repräsentiren die fünf um das Centrum herumgeord-

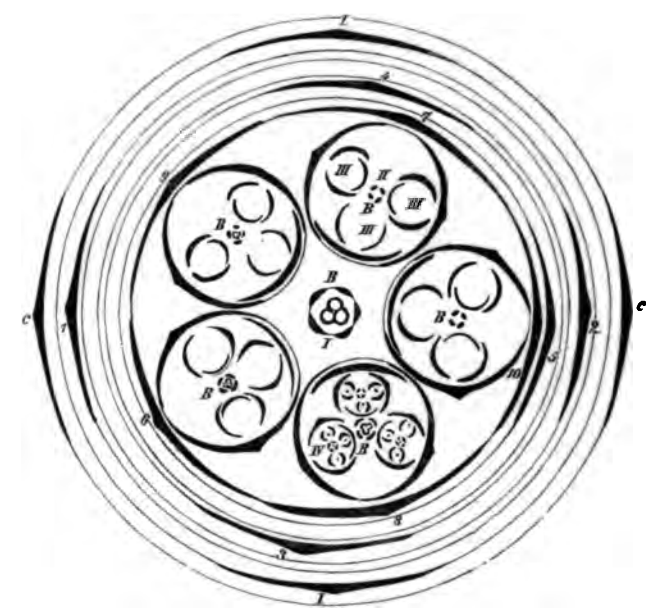


Fig. 324. Diagramm einer schwachen Pflanze von *Euphorbia helioscopia*; *c c* die Cotyledonen; *I, I* die ersten, 1 bis 10 die späteren Laubblätter; 6, 7, 8, 9, 10 bilden einen Quirl; bei *B I* in der Mitte die Endblüthe des Hauptsprosses; *B II* die Endblüthe eines der fünf Axelsprosse, bei *III, III, III* die Blätter dreier Axelsprosse 2ter Ordnung.

neten Figuren die Diagramme von fünf Seitensprossen, welche aus den Axeln der Blätter 6—10 hervorgewachsen sind; jeder dieser fünf Sprosse hat jedoch nur drei Blätter und eine Endblüthe *B* erzeugt und in den Axeln der drei Blätter treten abermals je drei dreiblättrige Sprosse auf. Ohne tiefer auf die mannigfaltigen Symmetriebeziehungen dieses ganzen Systems einzugehen, will ich nur darauf aufmerksam machen, dass der Spross mit zwei gegenständigen Blättern *cc* (den Cotyledonen) beginnt, auf welche dann gekreuzt mit jenen zwei Laubblätter *I* folgen. Weiter aufwärts aber, d. h. in unserem Diagramm weiter nach innen, stehen die Blätter 1—10 nicht mehr paarweise, sondern einzeln in verschiedenen Höhen an der Axe, zugleich treten seitliche Verschiebungen, wenn man es so nennen will ein:

Blatt 3 steht über 1, das Blatt 5 steht nicht genau über 2, wie es der
›rünglich beginnenden Blattstellungsordnung entsprechen würde und
lich finden wir die fünf Blätter 6—10 in einen Kreis geordnet, einen
rl darstellend, durch den die Sprossaxe, welche in ihrer unteren Partie
ı vier Richtungen hin Blätter ausstrahlt, nunmehr nach fünf Richtun-
hin von Blättern gleichmäßig umstanden ist; auch die centrale Blüthe *B*
noch fünf solche Hüllblätter, die aber mit den vorigen Blättern 6—10
vechseln, d. h. in die Zwischenräume ihrer fünf Radien fallen und end-
ı ist die dreitheilige Figur in der Mitte der Blüthe *B* der aus drei Blät-
ı zusammengesetzte Fruchtknoten. Man sieht also, dass die Anordnung
Blätter an einer und derselben Axe in diesen wie in den meisten an-
en Fällen sich ändert; auch ist die Anordnung der Blätter an den fünf
tensprossen, wie das Diagramm ohne Weiteres zeigt, wieder eine andere
am Hauptspross. Trotz all' dieser Unregelmäßigkeiten wird aber doch
radiäre Typus wenigstens am Hauptspross unserer Pflanze festgehalten:
Aussprossungen strahlen nach 4—5 Richtungen hin aus und es wäre
ı wesentlicher Unterschied, wenn sie nach 8 oder 13 Richtungen aus-
ıhlten. Diese sehr wenigen Beispiele werden dem Leser übrigens wohl
Genüge zeigen, worauf es bei der Bezeichnung radiär ankommt.

Der radiären Struktur steht nun zunächst die bilaterale gegenüber,
der wir sofort zwei verschiedene Fälle zu unterscheiden haben: nämlich
gewöhnliche Bilateralität [3]) und die mit dorsiventraler Organisation ver-
ıdene Bilateralität. Haben wir z. B. einen aufrechten, mit zwei gegen-
ırliegenden Blattreihen besetzten Spross und denken wir uns denselben
Länge nach so halbirt, dass zugleich auch sämmtliche Blätter mit hal-
t sind, so erscheinen die beiden Hälften des Sprosses nahezu symme-
ch gleich; legen wir die Theilungsebene dagegen rechtwinklig zur vo-
ın, so dass die Blätter nicht getheilt werden, so erhalten wir ebenfalls
ıder zwei ähnliche Hälften, die nunmehr aber anders beschaffen sind,
die Hälften der ersten Theilung: das erste Mal hat jede Sprosshälfte zwei
hen halber Blätter, das zweite Mal hat jede eine Reihe ganzer Blätter.
solches Gebilde könnte ebensogut quadrilateral wie bilateral, oder auch
ıpelt bilateral genannt werden; jedenfalls steht einer jeden Hälfte eine
ımetrisch gleiche zweite Hälfte entgegen und wenn Schwerkraft, Licht
l andere Richtkräfte von allen Seiten gleichartig auf einen solchen Spross
wirken, so stellt er sich vertical, er ist orthotrop, wie ein radiär ge-
ıter Spross und ist im physiologischen Sinne dem radiären Typus bei-
ählen.

Viel häufiger und wesentlich davon verschieden ist aber die **dorsi-
ıtrale** Bilateralität, die wir bei sehr vielen kriechenden und kletternden
ossen, bei allen Blättern und auch bei sehr vielen Seitensprossen,
che aus orthotropen und radiären Hauptsprossen entspringen, vorfinden.
dorsiventrale Organisation hat immer zur Folge, dass die betreffenden

Organe äußeren Einwirkungen gegenüber sich plagiotrop verhalten, d. l die durch Gravitation, Licht und andere Richtkräfte geltend gemachte Ein wirkung führt dahin, dass solche Organe, die gewöhnlich auch flach aus gebreitet sind, sich quer zur Richtung der Schwere und des Lichtstrahl stellen. Als die gewöhnlichsten Beispiele dorsiventraler Bilateralität habe wir die gewöhnlichen, flachen Laubblätter zu betrachten. Ihre Bilateralitä tritt sofort hervor, wenn man beachtet, wie rechts und links vom Mittel nerven zwei Hälften der Lamina vorhanden sind, die bei Blättern an auf rechten Sprossen gewöhnlich nahezu symmetrisch gleich, bei solchen a horizontalen oder schiefen Sprossen gewöhnlich mehr oder weniger un gleich sind, für welch' letz teres Verhalten die Ulmen blätter und die sogenann ten Schiefblätter (Begoni bekannte Beispiele liefern Ist die Blattfläche getheil oder verzweigt, dann sind ebenfalls die rechts und links von der Mittelrippe liegenden Hälften des ganzen Blattes symmetrisch oder unsymmetrisch, aber doch immer gleichartig und entgegengesetzt gebildet, wie unsere rechte und linke Hand. Unsere Fig. 325 zeigt einige Laubblätter einer Aroidee, deren orthotroper und radiär gebauter Stiel vertical aus der Erde hervorwächst, deren bilaterale, symmetrisch verzweigte Lamina aber auch zugleich dorsiventral ist und sich dabei schief oder horizontal stellt.

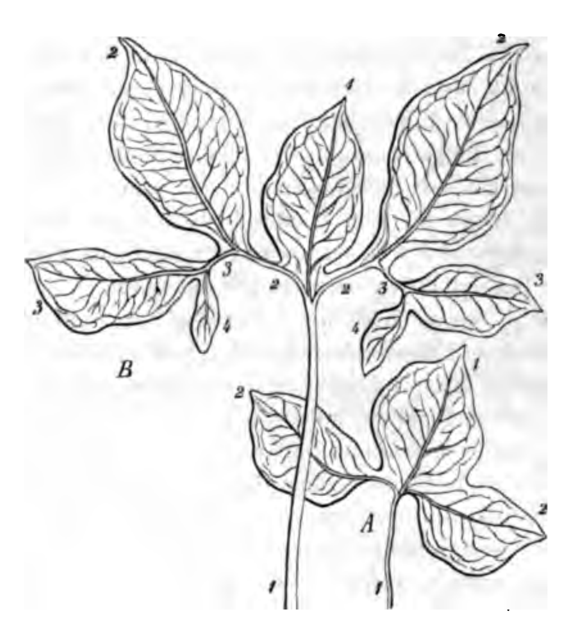


Fig. 325. Blätter von *Amorphophallus bulbosus*: *A* ein solches mit einmaliger, *B* eines mit dreimaliger Auszweigung der Lamina.

Die flachen Laubblätter sind, wie Jedermann weiß, auf der Unterseite anders beschaffen als auf der Oberseite, sie sind dorsiventral; die Unterseite ist häufig behaart, wenn die obere glatt ist; auf jener springen die Nerven als Rippen hervor, auf der Oberseite entsprechen den Nerven dagegen gewöhnlich Rinnen; die Unterseite erscheint matt, die Oberseite glänzend und dunkelgrün u. s. w. Noch deutlicher tritt der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite bei der mikroskopischen Betrachtung eines Blattquerschnittes hervor, wie ihn z. B. unsere Fig. 326 darstellt. Denkt man sich den Mittelnerven *MN* durch eine verticale Linie halbirt, so entspricht diese dem Hauptschnitt des Blattes, welcher die ganze bilaterale

ıine rechte und linke Hälfte theilt. Dagegen können wir uns rechtwinklig dazu stehende Theilungsebene denken, durch Blattquerschnitt ebenso in gleichartige Ober- und Unterhälfte de: wie die Figur zeigt, ist eben die gesammte Organisation des

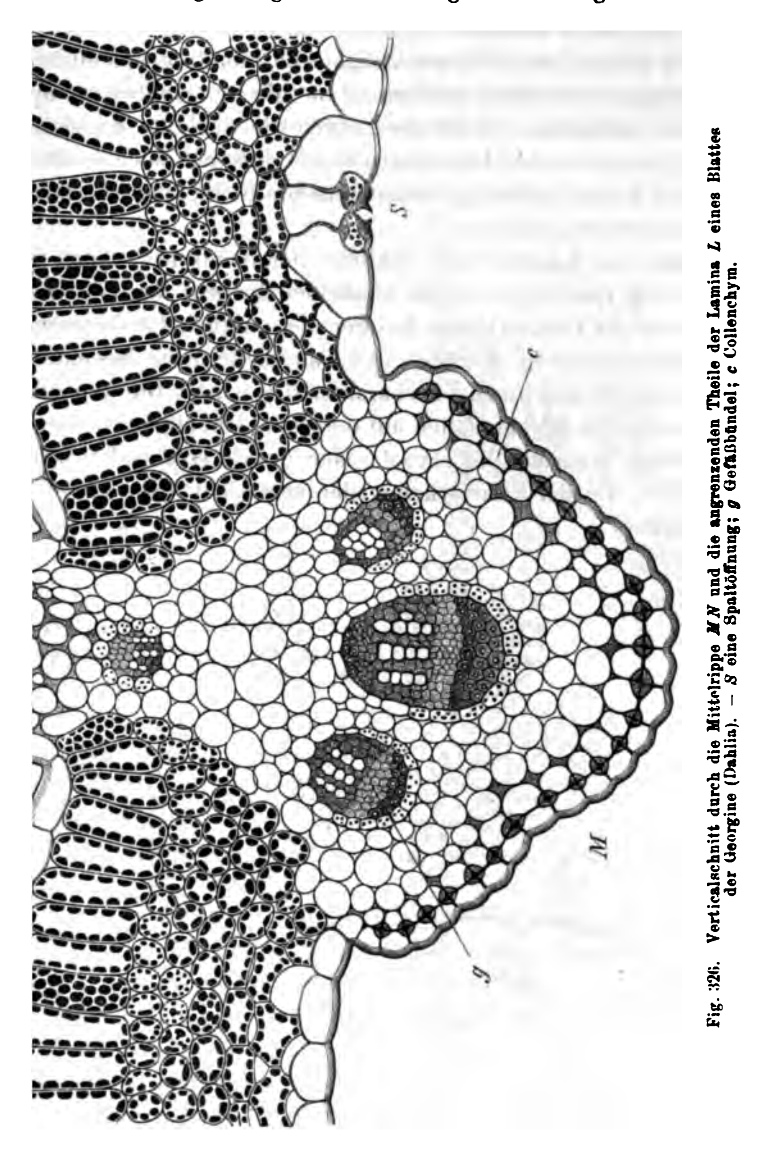


Fig. 326. Verticalschnitt durch die Mittelrippe MN und die angrenzenden Theile der Lamina L eines Blattes der Georgine (Dahlia). — S eine Spaltöffnung; g Gefäßbündel; c Collenchym.

ɪr oberen Hälfte anders als in der unteren beschaffen, ohne dass ganz bestimmte Grenze zwischen beiden vorhanden wäre, und iegt der Charakter der Dorsiventralität. Es muss aber bemerkt ıs die sichtbare anatomische Struktur, die wir hier in Betracht

zogen, selbst wieder nur der Ausdruck einer noch tiefer in der unsi
baren Organisation liegenden dorsiventralen Beschaffenheit ist; es ließe
nachweisen, dass an jeder einzelnen Zelle unseres Blattes die nach (
gekehrte Hälfte anders beschaffen ist und gegen Reize anders reagirt
die untere; noch deutlicher tritt diese merkwürdige Thatsache bei sol
Pflanzen hervor, die nicht aus Zellgewebe, sondern aus einfachen Sch
chen bestehen; in solchen Fällen ist oft die Dorsiventralität mikroskop
nicht zu constatiren, wohl aber durch die Reaktion gegen Schwere
Licht, die uns zu der Annahme nöthigt, dass bei solch' einfachen Sch
chen die Molekularstruktur entsprechende Richtungsverhältnisse quer
Wachsthumsaxe darbietet.

Eine den Laubblättern ähnliche Dorsiventralität zeigen die flacl
auch sonst den Laubblättern ähnlichen Sprosse der Lebermoose, vi
Algen und die Farnvorkeime, bei denen sämmtlich der Gegensatz von Ob
und Unterseite resp. Rücken- und Bauchseite noch besonders durch
Natur ihrer Aussprossungen charakterisirt wird. Die Wurzeln entstel
ausnahmslos in solchen Fällen auf der vom Licht abgewendeten Unter- o
Bauchseite, während die Sexualorgane der dorsiventralen Lebermoose (
Oberseite, die der Farnvorkeime der vom Licht abgewendeten Unterse
entsprießen.

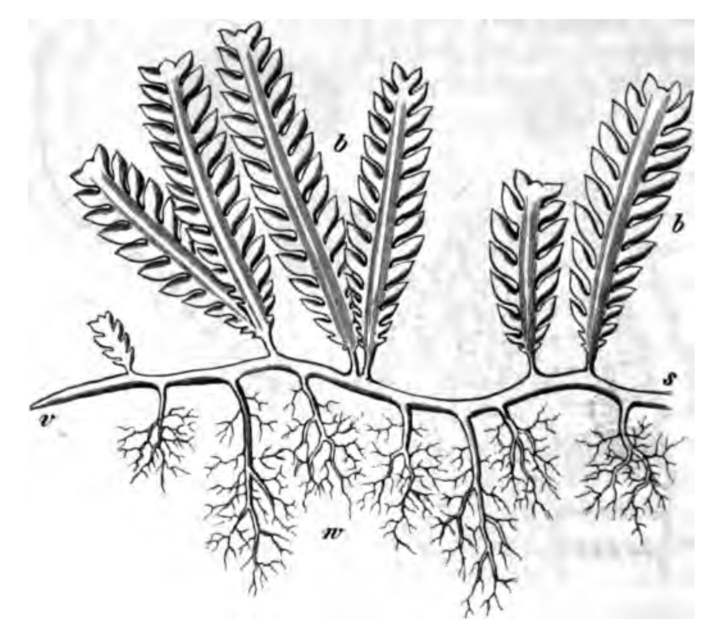


Fig. 327. Caulerpa crassifolia.

Complicirter werden die Verhältnisse, wenn ein Spross dorsivent
organisirt ist und gleichzeitig eine scharfe Gliederung in Axe und Blätt

stattfindet und dieser Fall ist ungemein häufig. Schon unsere so oft genannte Gattung Caulerpa unter den nicht cellulären Algen liefert für diesen Fall ein klares Beispiel; wie unsere Fig. 327 zeigt, findet eine scharfe Abgliederung der Sprossaxe *sv* gegenüber den Wurzeln und den Blättern *b* statt. Die Sprossaxe kriecht horizontal und ihre Dorsiventralität tritt weit weniger in ihrem anatomischen Bau als vielmehr darin hervor, dass sie ausschließlich auf der Unterseite Wurzeln, auf der Oberseite ausschließlich Blätter erzeugt, und wenn, was allerdings nur selten geschieht, aus der Sprossaxe Seitensprosse entspringen, so treten dieselben abwechselnd an der rechten und linken Flanke hervor. Auch mag vorläufig noch darauf hingewiesen sein, dass die aus der dorsiventralen und deshalb plagiotropen Sprossaxe entspringenden Wurzeln und Blätter ihrerseits orthotrop sind: die Wurzeln wachsen vertical abwärts und verzweigen sich radiär; die Blätter wachsen vertical aufwärts und verzweigen sich bilateral. — Ganz ähnlich wie in diesem ungemein klaren Fall tritt die dorsiventrale Aussprossung bei anderen mit Zelltheilung wachsenden Algen, aber auch bei vielen hochorganisirten Kryptogamen und Phanerogamen hervor; die ganze Abtheilung der Rhizocarpeen verhält sich ähnlich wie Caulerpa und unter den Phanerogamen ist besonders Utricularia deshalb zu erwähnen, weil bei ihr die Seitensprosse auf der Rückenseite, die Blätter aber auf den Flanken der dorsiventralen Axe hervorsprossen und unter den Farnkräutern ist besonders noch die Gattung Lygodium merkwürdig, weil bei ihr aus dem dorsiventralen kriechenden Stamm die Blätter in **einer Reihe** aus der Rückenseite entspringen.

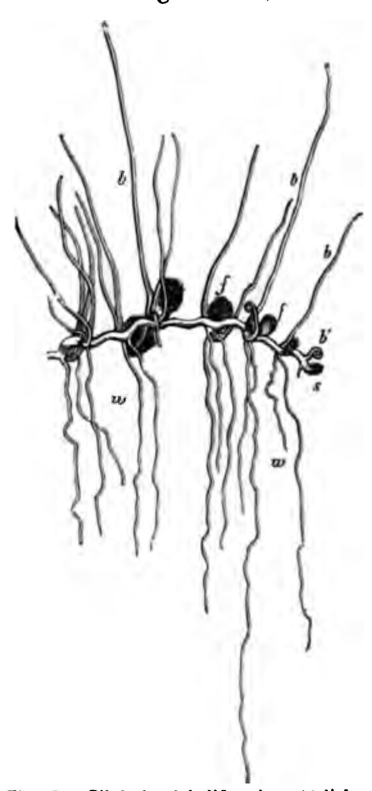


Fig. 328. Pilularia globulifera in natürlicher Größe: *s* die Endknospe des Stammes, *b b'* Blätter, *w* Wurzeln, *f* Früchte.

In diesen und anderen Fällen ist es der zum Hauptspross erstarkende Keimspross selbst, welcher die dorsiventrale Struktur annimmt, so dass das ganze Pflanzenindividuum durch die Dorsiventralität in seiner Organisation beherrscht wird. Viel häufiger aber ist der Fall, zumal bei phanerogamen Pflanzen, dass der Keimspross von vornherein radiären Bau besitzt, seine Aussprossungen nach drei oder mehr Seiten stattfinden lässt und aufwärts wächst, wogegen dann nicht nur alle Blätter, sondern auch die aus dem

orthotropen Hauptspross entspringenden Seitensprosse dorsiventral gebild sind. Ungemein klar und deutlich tritt dieses Verhalten bei manchen Con feren, besonders bei der Gattung Abies hervor; alle aus dem radiär g bauten und senkrecht aufwärts wachsenden Stamm entspringenden Seite zweige sind hier bilateral und dorsiventral gebildet und wachsen in hor zontaler Richtung fort. Aber auch bei vielen Dicotylen findet dassell Verhalten statt z. B. bei der essbaren Kastanie, bei der Rothbuche u. a., w der verticale Hauptspross radiäre Blattstellung und Verzweigung, d Seitensprosse aber bilateral-dorsiventralen Bau, bilaterale Verzweigun und dabei horizontale oder schief aufstrebende Richtung zeigen.

Wie schon aus dem bisher Gesagten hervorgeht, hängt mit dem radiä ren oder dorsiventralen Bau der Pflanzenorgane ihre Fähigkeit, gege Gravitation, Licht und andere richtende Kräfte so zu reagiren, dass si in bestimmter Gleichgewichtslage gegen den Horizont fortwachsen, ursächlich zusammen oder wie man auch sagen kann: durch den radiären oder dorsiventralen Bau wird ohne Weiteres die Anisotropie [4]) der Organe bestimmt. Eine genauere Betrachtung dieses Verhaltens verweisen wir jedoch besser in das Kapitel über die Reizerscheinungen, obgleich hier die Sache des engen Zusammenhanges zwischen Wachsthum und Anisotropie wegen nicht ganz unerwähnt bleiben konnte.

Zur Klarlegung des wesentlichsten Unterschiedes zwischen radiärem und dorsiventralem Bau eines Organs mögen aber noch folgende Betrachtungen dienen. Denken wir uns ein gewöhnliches Laubblatt, an welchem Unter- und Oberseite scharf charakterisirt sind, also ein entschieden dorsiventrales Organ parallel zur Längsaxe so zusammengerollt, dass die Unterseite desselben als convexe Außenseite erscheint. Wie Fig. 329 C und A zeigt, so entsteht aus dem dorsiventralen ein radiär gebautes Organ; denn es leuchtet ein, dass ein Querschnitt des zusammengerollten Blattes nach allen Richtungen hin gleichartige Vertheilungen der Organisation erkennen lassen muss. Und umgekehrt denken wir uns einen etwa hohlen Stengel der Länge nach aufgeschlitzt und dann flach ausgebreitet, so entsteht aus dem bisher radiären Organ ein dorsiventrales, dessen eine Seite anders organisirt ist als die andere. Endlich können wir noch eine dritte Construktion

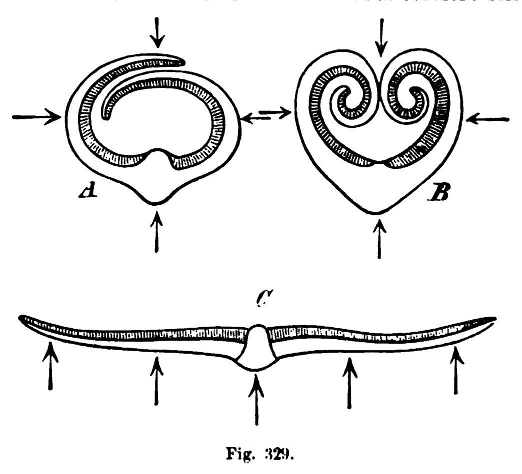


Fig. 329.

uns denken: man nehme an, dass einige Hundert oder einige Tausend Keimpflanzen, deren jede eine Keimwurzel und einen Keimspross besitzt, in gewohnter Richtung parallel neben einander gestellt und unter sich eng verbunden sind. Dann bilden diese Keimpflanzen in Richtung einer Linie oder in einer Fläche ein Ganzes: alle Wurzeln liegen auf der einen, alle Sprosse auf der anderen Seite; wir haben ein dorsiventrales Gebilde, dessen eine Seite aus Wurzeln, dessen andere aus Sprossen zusammengesetzt ist. Und umgekehrt lassen sich auch manche dorsiventrale Organe so in einzelne Elemente zerlegen, dass jedes der letzteren ein Wurzelende und ein Sprossende besitzt; denkt man sich z. B. aus dem horizontalen flachen Spross einer Marchantia etwa mittels eines engen Korkbohrers senkrecht zur Fläche ein Stück herausgestochen, so trägt dieses Stück auf der Unterseite einen oder einige Wurzelschläuche, auf der Oberseite chlorophyllhaltige Zellen und verhält sich ähnlich wie eine aufrechte kleine Pflanze. Ganz ähnlich können wir an einer Marsilia oder Pilularia durch zwei Querschnitte der Sprossaxe einen sogenannten Knoten isoliren, an welchem oben ein Blatt, unten eine Wurzel sitzt. — Dass eine derartige Auffassung dorsiventraler Gebilde nicht etwa eine willkürliche Spielerei ist, sondern vielmehr das wahre Wesen einer derartigen Pflanze trifft, geht, wie ich schon früher gezeigt habe, mit Bestimmtheit aus dem Verhalten hervor, welches dorsiventrale Organe gegenüber dem Einfluss der Gravitation und des Lichts erkennen lassen: aus jedem dorsiventralen Organ, welches sich quer zur Richtung der Schwere und des Lichtstrahles stellt, also plagiotrop ist, kann durch bloße Zusammenrollung ein radiäres Organ erzeugt werden, welches sich unter dem Einfluss der Schwere und des Lichts wie ein radiär orthotropes Organ verhält. Die Natur selbst macht dieses Experiment, wenn junge Laubblätter, in der Knospenanlage um einander gerollt, ein radiär orthotropes Gebilde darstellen; wenn dann die älteren Blätter sich von der Knospe ablösen und aufrollen, erscheinen sie in diesem Zustand als dorsiventrale Organe, die sich gegen die Richtung von Licht und Schwere quer stellen.

Aus dem bisher Gesagten geht schon von selbst hervor, dass die radiäre oder bilateral-dorsiventrale Organisation eines Pflanzenorgans eine durchaus primäre Eigenschaft desselben darstellt, von welcher nicht nur die Reaktion gegen äußere Richtkräfte, sondern auch die Art und Weise abhängt, in welcher Neubildungen, secundäre Aussprossungen aus einem gegebenen Organ hervortreten. Die Anordnung der Blätter und Seitensprosse an einer Sprossaxe wird vor Allem dadurch bestimmt, ob die letztere selbst radiären, bilateralen oder dorsiventralen Bau besitzt[5]). In diesem einfachen Satz liegt ohne Weiteres die vollständige Abweisung der von SCHIMPER und ALEXANDER BRAUN begründeten sogenannten Blattstellungslehre und der ihr zu Grunde liegenden Spiraltheorie, welche mehr als 40 Jahre lang die Botanik be-

herrscht hat. Diese Theorie ging aus von der Betrachtung der aufrech wachsenden, radiär gebauten Sprosse der Gefäßpflanzen, bei denen ge wöhnlich die schon oben genannte spiralige Anordnung der Blätter statt findet; indem man die Blätter einer solchen Sprossaxe ihrer Altersfolge nac unter einander durch eine Linie sich verbunden dachte, nahm diese letzter die Form einer die Sprossaxe continuirlich umwindenden Schraubenlini an, die man als die genetische Spirale bezeichnete; in ihr glaubte man da fundamentale Wachsthumsgesetz des Pflanzenreiches zu erkennen. Ma versuchte es daher, auch in solchen Fällen, wo die Blätter in zwei gerade Reihen an der Sprossaxe stehen, ferner da, wo sie in gekreuzten Paare

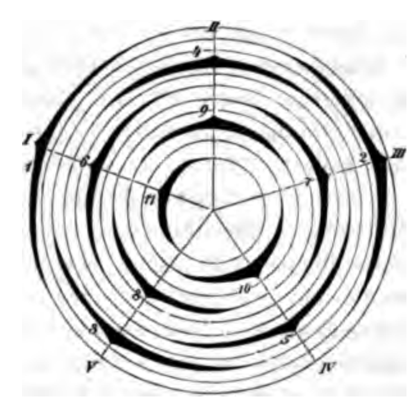


Fig. 330. Diagramm eines Sprosses mit einzeln nach constanter Divergenz $^2/_5$ gestellten Blättern.

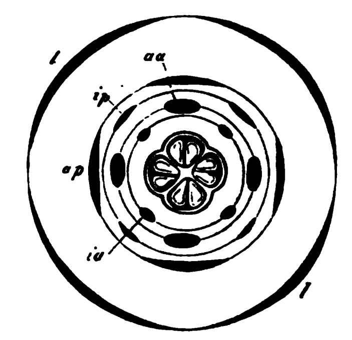


Fig. 331. Diagramm des Blüthenstengels von Paris quadrifolia; *ll* Quirl der großen Laubblätter unter der Blüthe; *ap* äußeres, *ip* inneres Perigon, *aa* äußere, *ia* innere Staubblätter; in der Mitte die aus 4 Fruchtblättern bestehende Fruchtanlage.

oder in alternirenden Quirlen vertheilt sind (Fig. 331) und selbst in solchen Fällen, wo sie nur auf einer Seite der Sprossaxe zum Vorschein kommen, die spiralige Anordnung als Fundamentalgesetz des Wachsthums durchzuführen, wobei man genöthigt war, eine Reihe der willkürlichsten Annahmen zu Hülfe zu nehmen.

Eine unbefangene und zugleich den physiologischen Verhältnissen des Wachsthums Rechnung tragende Beobachtung der Vorgänge am Vegetationspunkt zeigt jedoch, wie schon Goebel nachdrücklich geltend machte, dass die Spiraltheorie an dorsiventralen Sprossen nicht durchführbar ist, weil sie den Thatsachen direkt widerspricht; die vorhin genannten Wachsthumsverhältnisse von Caulerpa, Lygodium, den Rhizocarpeen, Lebermoosen u. s. w. zeigen, dass nicht nur die Entstehungsorte der Blätter, sondern auch die der Seitensprosse, Wurzeln und Sexualorgane durch die dorsiventrale oder radiäre Struktur des Muttersprosses maßgebend bestimmt werden: es liegt nicht der geringste Grund vor, die einzige geradlinige Blattreihe auf der Rückenlinie des Stammes von Lygodium irgendwie als Ausdruck spiraliger Anordnung zu betrachten, ebensowenig ist dies bei der Blattstellung und Verzweigung der Rhizocarpeen möglich und auch die sehr

zahlreichen Fälle zweireihiger Blattstellung, besonders z. B. bei den Gräsern, ebenso die zahlreichen Fälle gekreuzter Blattpaare, wie bei den Labiaten, widerstreben in jeder Weise der auch nur formalen Einordnung in eine die Sprossaxe umlaufende sogenannte genetische Spirale. Diese letztere ist ohnehin, auch da wo sie durchgeführt werden kann, nämlich bei radiären Sprossen mit zerstreuten Blättern, nur eine subjektiv gültige, von dem Beschauer in die Pflanze hineingetrage Construktion, welche ihrerseits für die Erkenntniss der Wachsthumsvorgänge selbst gar keine Bedeutung hat. Es lassen sich unzählige Fälle anführen, aus denen mit Bestimmtheit hervorgeht, dass die Anordnung der Blätter und Seitensprosse an einer Sprossaxe wesentlich darauf beruht, ob diese letztere schon an ihrem Vegetationspunkt radiär oder dorsiventral gebaut ist; nur einige wenige Beispiele mögen dies erläutern. Fig. 332 stellt den Querschnitt durch einen Seitenspross einer Aloë dar; derselbe wuchs anfangs horizontal von der Mutteraxe hinweg und erzeugte seine Blätter rechts und links in zwei alternirenden Reihen, wie die Numerirung von 1—6 erkennen lässt; später richtete sich der Vegetationspunkt dieses Sprosses auf, er wurde orthotrop und radiär; diese Veränderung fand ihren Ausdruck darin, dass die anfänglich geraden Blattreihen nunmehr in zwei schraubig gewundene übergehen, wie aus den beiden punktirten Linien 7, 9, 11, 13, 15 und 8, 10, 12, 14 zu ersehen ist; der völlig aufgerichtete Spross trägt eine allseitig ausstrahlende Blattrosette.

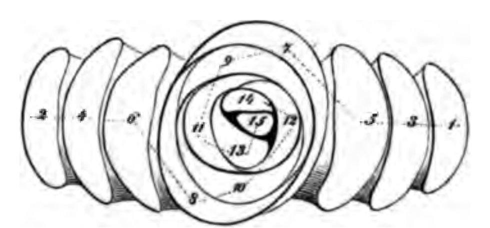


Fig. 332. Querschnitt eines Sprosses von Aloë serra.

Unter den Blüthenständen oder Inflorescenzen der Phanerogamen finden sich sehr viele, besonders in den Familien der Boragineen, Papilionaceen und Urticaceen, die von der beschreibenden Botanik als einseitwendige bezeichnet werden, d. h. die Sprossaxe, aus welcher die mehr oder minder zahlreichen Blüthen als Seitensprosse entspringen, ist selbst dorsiventral und erzeugt daher nur auf ihrer Rücken- oder nur auf ihrer Bauchseite Blüthensprosse. Die Spiraltheorie war genöthigt, um ihre Giltigkeit auch in solchen Fällen zu retten, die wunderlichsten und unwahrscheinlichsten Hilfshypothesen aufzustellen; durch sorgfältige Untersuchung der Vorgänge am Vegetationspunkt zeigte Goebel jedoch, dass von der Anwendung der Spiraltheorie in solchen Fällen überhaupt keine Rede sein kann, weil die Blätter auf der dorsiventralen Mutteraxe eben faktisch nur auf einer Seite in einer, in zwei oder mehr Reihen

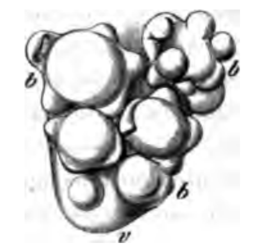


Fig. 333. Junge Inflorescenz von Symphytum: v der Vegetationspunkt, b b die jungen Blüthen.

hervorsprossen. Unsere Fig. 333 zeigt dieses Verhalten am Vegetationspunkt einer Inflorescenz von Symphytum und genau so ist es bei dem gemeinen Vergissmeinnicht (Myosotis). Zumal bei letzterer Pflanze kann jeder leicht wahrnehmen, wie die Axe der Inflorescenz, welche abwärts spiralig eingerollt ist, nur auf ihrer convexen Oberseite zweireihig angeordnete Blüthen trägt; sowohl der mit unbewaffnetem Auge betrachtete fertige Zustand, wie die Vorgänge am Vegetationspunkt verbieten jeden Versuch, hier von einer spiraligen Anordnung zu reden.

Aber auch bei einzelnen Blüthen findet sich der Fall, dass die verschiedenen blattartigen Organe, welche aus dem Vegetationspunkt hervorsprossen, in einer Reihenfolge und Anordnung hervortreten, welche die Anwendung der Spirale ausschließt. So zeigte schon der um die Entwicklungsgeschichte der Blüthen hochverdiente Payer, dass die Blüthe unserer gemeinen Resede Fig. 334 ein streng bilaterales Gebilde ist: aus dem Vegetationspunkt derselben sprossen die Kelchblätter, Blumenblätter, Staubgefäße und Fruchtblätter in der Art hervor, dass ihre Entstehung an einem Punkte des Umfangs beginnt und dann rechts und links auf beiden Seiten der jungen Blüthe nach dem gegenüberliegenden Punkte hin fortschreitet.



Fig. 334. Entwicklung der Blüthe von *Reseda odorata* nach Payer, links eine jüngere, rechts eine ältere Knospe, an letzterer die vorderen Kelchblätter *s* weggeschnitten, die hinteren erhalten; *pp* Blumenblätter, *st* Staubblätter, hinten schon groß, vorn noch nicht angelegt; *c* das Carpell (Fruchtanlage).

Mit der Spiraltheorie eng verknüpft war auch die Ansicht, dass Seitensprosse aus einem Hauptspross nur in den Axeln der Blätter auftreten können. Aber auch dieses sogenannte Princip der Axillarität stellt sich bei unbefangener Beobachtung nur als ein besonderer Fall dar, der wesentlich nur bei Phanerogamen und auch bei diesen nur dann auftritt, wenn an aufrechten und radiär gebauten Sprossen Seitensprosse entstehen. Bei scharf ausgesprochener Dorsiventralität des Muttersprosses aber, wie in den bisher genannten Fällen, können die Seitensprosse an den Flanken der Mutteraxe entspringen, während die Blätter rückenständig sind oder umgekehrt; bei Farnen und Moosen haben die sorgfältigsten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gezeigt, dass normale Seitensprosse auf dem Rücken oder auf der Flanke der Blattbasis oder auch ganz unabhängig von jeder Beziehung zum Blatt entstehen können; nicht einmal bei den Phanerogamen, von denen die ältere Blattstellungstheorie ausging, ist das sogenannte Princip der axillären Verzweigung durchführbar, wofür besonders die Blüthenregion dieser Pflanzen zahlreiche Beispiele liefert: nicht selten, wie bei den Cruciferen, vielen Papilionaceen und Boragineen, bei Aroideen u. a., entstehen die Blüthen an der Mutteraxe

ohne vorausgehende Bildung von Blättern, in deren Axeln sie stehen könnten; es sind blattlose Verzweigungssysteme und bei manchen Boragineen und Crassulaceen, wo an der dorsiventralen Axe des Blüthenstandes zwar Blätter gebildet werden, stehen diese ohne ersichtliche Beziehung zu den Blüthen, nicht einmal die Zahl dieser Blätter entspricht immer der Zahl der Blüthen.

Die Blattstellungstheorie mit ihrer Annahme der Spirale als Grundgesetz des Wachsthums hat sich zum großen Schaden aller tieferen Einsicht in das Wachsthum der Pflanzen so tief eingenistet, dass es auch jetzt noch nicht überflüssig ist, das Irrthümliche derselben Punkt für Punkt nachzuweisen. Zu den Irrthümern dieser Theorie gehörte auch der, dass sich die spiralige Anordnung aller Organe an einer gemeinsamen Axe aus ihren sogenannten Parastichen nothwendig ergeben müsse. Unter dem Ausdruck Parastichen versteht man nämlich reihenförmige Anordnungen seitlicher Organe nach zwei oder mehr einander kreuzenden Richtungen, die besonders dann sehr deutlich hervortreten, wenn zahlreiche Organe auf gemeinsamer Axe dicht beisammen stehen; haben die Organe dabei ungefähr gleiche Form, so bieten sich dem Auge unwillkürlich Reihen dar, die es von rechts nach links oder von links nach rechts verfolgen kann. Wie die Sache gemeint ist, werden die beiden punktirten Linien *a* und *b* Fig. 335 ohne Weiteres zeigen. Nun ist es allerdings unter gewissen Voraussetzungen, welche die Begründer der Spiraltheorie willkürlich machten, möglich, aus diesen Parastichen durch gewisse geometrische Kunstgriffe die sogenannte genetische Spirale zu construiren. Allein einerseits zeigt die direkte Beobachtung, dass diese Voraussetzungen keineswegs immer zutreffen und dass dennoch sehr schöne Parastichen dabei entstehen und ganz allgemein lässt sich andrerseits sagen, dass wenn auf einem gemeinschaftlichen Grunde zahlreiche einander ähnliche Figuren oder Körper in irgendwie beliebiger zeitlicher Reihenfolge dicht neben einander gesetzt werden, dem beschauenden Auge sich nothwendig Reihen, die sich nach rechts und links kreuzen, darbieten müssen; selbst die Betrachtung gewöhnlicher Tapetenmuster lässt solche Parastichen erkennen, ebenso zeigt die Anordnung der Schuppen auf dem Körper der Fische, der Haare auf der Haut der Säugethiere, der Ziegeln auf einem Dach unsere Parastichen mit aller Deutlichkeit. Besonders schön treten dieselben an den Fruchtschuppen der Tannenzapfen, an den zahlreichen Blüthen in den Blüthen-

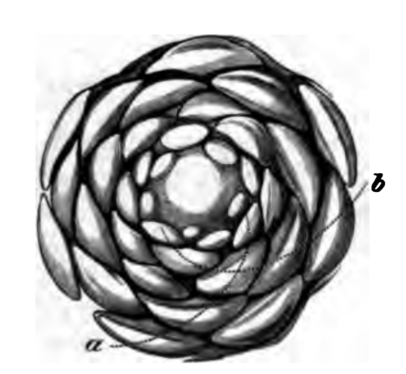


Fig. 335. Der Vegetationspunkt einer Knospe der Edeltanne von oben gesehen.

köpfen der Compositen, zumal von Helianthus annuus, an den Blüthenkolben von Dipsacus und den Aroideen hervor und diese Objekte waren es ganz besonders, welche die Spiraltheoretiker mit Vorliebe dazu benutzten. aus den Parastichen die genetische Spirale zu construiren. Doch ist es sehr leicht, gerade in diesen Fällen zu zeigen, wie unsicher die Thatsachen waren, auf welche die Spiraltheorie sich oft stützte; es mag Fig. 336 zur Erläuterung dienen; das Bild stellt die Anordnung der unreifen, auf dem conischen Blüthenboden dicht gedrängten Früchte von Dipsacus fullonum dar, jedoch von der natürlich gekrümmten Oberfläche auf die Papierebene übertragen: dies wurde durch Schwärzung mit Buchdruckerfarbe und nachheriges Hinwälzen des conischen Blüthenkopfes auf dem Papier erreicht; das Bild ist also in allen wesentlichen Punkten ganz naturgetreu.

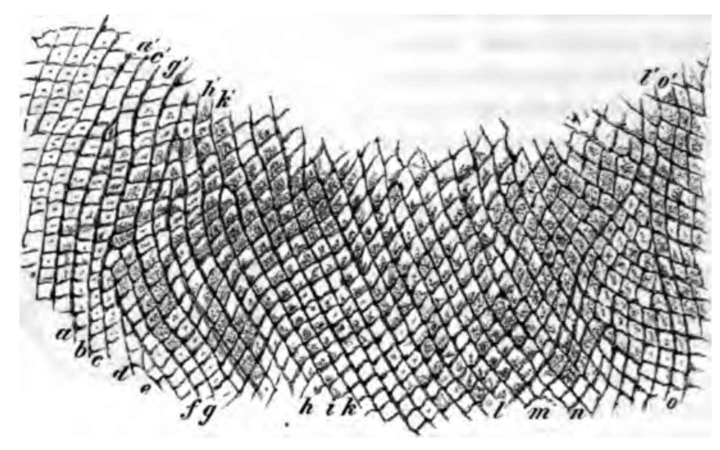


Fig. 336. Anordnung der jungen Früchte auf der kegelförmigen Axe eines Blüthenkopfes von Dipsacus fullonum (Weberkarde).

Man erkennt sofort zwei sich kreuzende, nach rechts und links aufsteigende Systeme von Parastichen. die jedoch Unregelmäßigkeiten zeigen, welche nach der Spiraltheorie unerklärlich, sonst aber leicht begreiflich sind. Die Unregelmäßigkeiten beruhen nämlich darauf, dass die rhombisch vierkantigen Früchte überall nahezu gleich groß sind, der Boden, auf dem sie sitzen. aber nach oben kleiner wird, indem er sich conisch verjüngt. Daher muss die Zahl der auf gleicher Höhe neben einander befindlichen Früchte nach oben hin abnehmen; auch die Zahl der Parastichen muss sich vermindern dadurch, dass einzelne derselben in verschiedenen Höhen einfach aufhören; so hört links an unserer Figur die Reihe *b* zwischen *aa'* und *cc'* auf, ebenso endigen rechts auf der Figur zwischen *ll'* und *oo'* außer den *m* und *n* noch mehrere andere.

Die auf der Spiraltheorie fußende Blattstellungslehre, die nach dem sogenannten Princip der axillären Verzweigung auch die Stellung der Seitensprosse beherrschen sollte, legte ferner großen Werth auf die That-

sache, dass an reich beblätterten, überhaupt reichlich mit Aussprossungen besetzten Sprossaxen gewisse **Divergenzen** häufiger als andere wiederkehren. Unter Divergenz versteht man nämlich den Theil des Umfangs der Sprossaxe, der zwischen zwei consecutiven Blättern liegt, bei zweireihiger Stellung also $^1/_2$, bei dreiheiger $^1/_3$, bei fünfreihiger $^2/_5$, bei achtreihiger $^3/_8$ u. s. w. des Umfanges beträgt. — Bei manchen reichlich mit Aussprossungen besetzten Axen (Tannenzapfen, reichbelaubten Sprossen u. s. w) zeigt sich nun, dass die Divergenzen auf der sogenannten genetischen Spirale für mehr oder minder zahlreiche Glieder der Kette constant bleiben, und worauf man besonderen Werth legte, dass gerade die genannten Divergenzen, nämlich $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ u. s. w., ziemlich häufig wiederkehren. Diese Brüche (Theilwerthe eines Kettenbruches) schienen den Ausdruck eines geheimnissvollen Gesetzes darzustellen, welches im supponirten Spiralgang des Wachsthums herrschen sollte. — Allein man sah sich doch genöthigt, neben den durch jene Brüche repräsentirten Blattstellungsverhältnissen auch noch andere zuzulassen, die man freilich auch auf irgend einen Kettenbruch bezog, womit aber die Sache schon an Gewicht verlor; gar nicht einzuordnen aber blieben die zahlreichen Fälle dorsiventraler Sprosse, bei denen nur auf einer Seite der Axe, oder auf zwei gegenüberliegenden Flanken gleichartige Aussprossungen entstehen, die keinesfalls auf eine die Axe umlaufende Spirale gestellt werden können; ferner war es fatal, dass die geheimnissvollen Divergenzen selbst an einer und derselben Sprossaxe keineswegs constant bleiben, sondern meist mit einfachen Brüchen wie $^1/_2$, $^1/_3$ oder ganz unregelmäßig beginnen und dann in $^2/_5$, $^3/_8$ u. s. w. übergehen, um weiterhin auch wohl wieder auf einfachere oder doch andere zurückzukommen. Dazu kam, dass auch bei sehr nahverwandten Pflanzen die Stellungsverhältnisse oft wesentlich verschieden sind, und was ich höher als alles Übrige anschlagen möchte, die ganze Spiraltheorie mit ihren Divergenzen und Kettenbrüchen fand auf die Verzweigung der Wurzeln gar keine Anwendung, überhaupt existirten die Wurzeln sozusagen gar nicht für die Spiraltheorie.

Dennoch verdient das häufige Vorkommen der Divergenzen $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ u. s. w. als Thatsache Beachtung; das Geheimnissvolle dieses Vorkommens und das häufige Fehlen anderer Divergenzen erklärt sich nach SCHWENDENER's Untersuchungen [6]) durch mechanisch-geometrische Beziehungen, unter denen der gegenseitige Druck der jungen Organe auf gemeinsamer Axe eine wesentliche Rolle spielt. Es würde hier jedoch viel zu viel Raum erfordern, auf SCHWENDENER's etwas weitschweifige Darstellung näher einzugehen; genug, dass man, wie er zeigte, durch einfache Modelle (Rollen in einem verschiebbaren Rahmen) im Stande ist zu zeigen, wie aus rein mechanischen Ursachen Anordnungen, welche der Divergenz z. B. $^2/_5$ entsprechen, in solche übergehen müssen, welche $^3/_8$, $^5/_{13}$ entsprechen, wobei der Übergang aus einer Divergenz in die andere mit einer gewissen Plötzlich-

keit sich vollzieht. SCHWENDENER's Darstellung fußt auf dem schon von HOFMEISTER und von mir vorher geltend gemachten Umstand, dass die von der Spiraltheorie angenommenen Blattstellungsgesetze überhaupt nur da zum Vorschein kommen, wo die jungen Organe (Blätter oder Sprosse) auf dem Vegetationspunkt eines Muttersprosses in großer Zahl und ganz dicht neben und über einander entstehen, so dass anfangs gar keine freie Oberfläche der Axe vorhanden ist. Durch diese ungemein dichte Stellung wird der Entstehungsort der in akropetaler Richtung neu hinzukommenden Auswüchse zum Theil mitbestimmt und zugleich müssen in Folge der Gedrängtheit bei dem Wachsthum Druckwirkungen und Torsionen auftreten, durch welche die Stellungsverhältnisse ihre definitive Form annehmen.

Wo die Aussprossungen einer Axe gleich von vornherein entfernt von einander auftreten, kommen alle die besprochenen Beziehungen überhaupt nicht vor; abgesehen von einigen Algen, die wir hier anführen könnten, verweise ich auf die dem Leser bekannteren Astquirle der Tannen: die Blätter dieser Bäume entstehen an dem Hauptspross dicht über und neben einander und da sie gleich anfangs im Verhältniss zum Vegetationspunkt klein und zahlreich sind, so bieten sie complicirtere und ziemlich constante Divergenzen dar; die Stellung jedes neu am Vegetationspunkt auftretenden Blattes wird eben durch diese Momente mitbestimmt. Dagegen entsteht der diesjährige Astquirl einer Tanne erst, nachdem der ihn erzeugende Vegetationspunkt des Hauptsprosses weit über den vorjährigen Astquirl hinausgewachsen ist; die Folge ist, dass die consecutiven Quirle nicht wie sonst regelmäßig alterniren, sondern in beliebiger Orientirung am Stamm über einander stehen.

Wenn die ältere Morphologie in der genetischen Spirale mit ihren Parastichen und den constanten Divergenzen, die unter einander in geheimnissvollem Zusammenhang stehen sollten, ferner mit ihrem Princip der axillären Verzweigung, vor einer unbefangenen Würdigung der Thatsachen nicht bestehen kann, eben weil sie einzelne nur an radiär orthotropen Sprossen vorkommende Stellungsverhältnisse als Grundgesetz alles pflanzlichen Wachsthums aufstellt, so müssen wir jetzt vielmehr bekennen, dass es ein allgemein auszusprechendes Gesetz für die Anordnung der Organe an einer Mutteraxe überhaupt nicht giebt; dass vielmehr je nach Maßgabe der Umstände besondere Ursachen es bestimmen, ob die Stellungsverhältnisse so oder so ausfallen; unter diesen Ursachen ist die wichtigste der radiäre oder dorsiventrale Charakter des Vegetationspunktes, der seinerseits auch wieder davon abhängen kann, ob der fragliche Vegetationspunkt als seitliche Aussprossung eines anderen Vegetationspunktes entstanden ist; ferner giebt die mehr oder minder dichte Zusammendrängung der jungen Organe am Vegetationspunkt Veranlassung, dass neue Organe an bestimmten Orten auftauchen und dass während des Wachsthums Verschiebungen

Drehungen, Druck und Zug stattfinden. Hierbei bleibt aber noch immer sehr Vieles ganz unerklärt; dass z. B. orthotrope radiäre Sprosse der Gräser alternirend zweireihig, ebensolche der Labiaten in gekreuzten Paaren beblättert sind; warum der radiäre Spross in einem Fall Quirle, im anderen spiralig geordnete Blätter trägt; warum vegetative Seitensprosse der Monocotylen meist mit einem der Mutteraxe zugekehrten, Seitensprosse der Dicotylen Fig. 337 meist mit zwei rechts und links stehenden ersten Blättern beginnen; warum bei den Laubmoosen aus jedem Segment der zwei- oder dreiseitigen Scheitelzelle je ein Blatt hervorgeht u. s. w. Allein die Hauptsache ist, dass wir uns von dem Formalismus der Blattstellungslehre frei fühlen und dass nunmehr diese Wachsthumserscheinungen der causalen Forschung d. h. der Physiologie des Wachsthums zugänglich geworden sind.

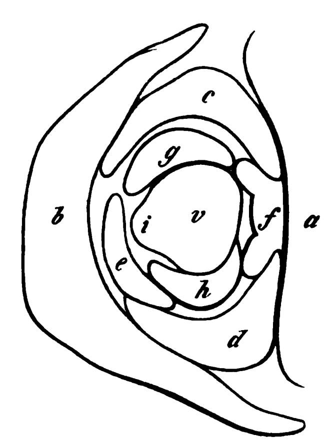


Fig. 337. Ein junger Seitenspross von Spiraea sorbifolia; *a* die Axe des Muttersprosses; *b* ein aus diesem letzteren entstandenes Blatt; *v* Vegetationspunkt des jungen axillären Sprosses, aus welchem die sehr junge Blattanlage *i* entspringt; *c d* die ersten Blätter, *e*—*i* die folgenden des jungen Sprosses (ziemlich stark vergr.).

Anmerkungen zur XXIX. Vorlesung.

1) Auf die nicht nur morphologische, sondern auch physiologische Bedeutung des Gegensatzes von Scheitel und Basis der Pflanzenorgane habe ich schon in meinem Lehrbuch der Botanik II. Auflage 1870, § 26 ausführlich genug hingewiesen; dass später Vöchting in seinem Buch: »Über Organbildung im Pflanzenreich« 1878 der durch Basis und Scheitel bezeichneten Polarität einen anderen unrichtigen Sinn untergelegt hat, habe ich in meinen Abhandlungen: »Über Stoff und Form der Pflanzenorgane« Arb. des bot. Inst. in Wzbg. Bd. II, pag. 452 und 689 nachgewiesen. — In meinem Lehrbuch sowohl, wie in meinem späteren Aufsatz: »Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen« Arb. d. bot. Inst. Bd. II, p. 101 wurde auch die frühere ganz unrichtige Definition der Wachsthumsaxe Hofmeister's berichtigt.

2) Die im Texte mit dem Namen Lateralität bezeichneten Beziehungen der Pflanzentheile unter sich entsprechen in der Hauptsache dem, was man früher die Symmetrie der Pflanze nannte. Nach einem sehr werthvollen Aufsatz Mohl's (Vermischte Schriften 1845, pag. 12) haben sich die Botaniker mehr als 20 Jahre lang um diese hochwichtigen Dinge nicht mehr gekümmert, bis ich in der II. Aufl. meines Lehrb. 1870, pag. 26 die Sache, wenn auch von anderen Gesichtspunkten ausgehend, wieder aufnahm. In meiner Abhandlung: »Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile«, Arb. d. bot. Inst. Bd. II, pag. 226 machte ich sodann auf die innige Beziehung zwischen radiärem Bau und orthotropem Wuchs, zwischen dorsiventralem Bau und plagiotropem Wuchs aufmerksam.

3) Die doppelt bilateralen, aber nicht dorsiventralen Organe schließen sich sowohl bezüglich der geometrischen Betrachtung, wie auch betreffs ihrer Reaktion gegen äußere Einwirkungen den radiären Organen eng an, besonders sind sie gleich diesen orthotrop, wie zumal an dem schönen Beispiel der Brutknospen von Marchantia leicht zu erkennen ist. Wenn daher auch in rein formaler und geometrischer Hinsicht der Hauptgegensatz zwischen radiären und bilateralen Organen zu liegen scheint, so ist doch für die physiologische Behandlung der Gegensatz zwischen radiären und dorsiventralen Organen viel wichtiger.

4) Die Anisotropie, d. h. die verschiedene Reaktionsfähigkeit der Organe einer Pflanze gegenüber gleichen äußeren Richtkräften (Schwere und Licht) als eine nothwendige Wirkung der radiären oder dorsiventralen Struktur habe ich zuerst in verschiedenen Auflagen meines Lehrbuches allgemein angedeutet, dann aber in meiner Abhandlung: »Über orthotrope und plagiotrope Organe«, Arb. d. bot. Inst. Bd. II, p. 247 ff. vollständig klar gelegt.

5) Die hier herbeigezogenen thatsächlichen Angaben sind aus Goebel's Arbeit: »Über die Verzweiguug dorsiventraler Sprosse«, Arb. d. bot. Inst. Bd. II, p. 353 ff. entlehnt. Ich möchte nur bemerken, dass ich meinerseits bei Aufstellung des Begriffes Dorsiventralität keineswegs ausschließlich die anatomische Struktur im Auge hatte, sondern eben so sehr einerseits die Molekularstruktur, wie andererseits auch die Fähigkeit, nach verschiedenen Richtungen hin verschiedene Organe zu erzeugen. Nur hatte ich keine Veranlassung, auf letzteren Punkt näher einzugehen, was Goebel voztrefflich gethan hat.

6) Hofmeister versuchte zuerst in seiner »allgemeinen Morphologie der Gewächse« 1868 die Fundamente der Schimper-Braun'schen Blattstellungslehre zu erschüttern, war jedoch in der Hauptsache selbst noch befangen in den Grundanschauungen dieser Lehre. Ich habe meinerseits die Blattstellungstheorie von vornherein mehr als eine geometrische und arithmetische Begriffsspielerei betrachtet, besonders auch die Spiraltheorie als eine in die Pflanze hineinconstruirte Anschauungsweise aufgefasst, wie man in den vier Auflagen meines Lehrbuches deutlich genug lesen kann. Dass die ganze Schimper-Braun'sche Lehre nicht etwa bloß auf unrichtiger Deutung einzelner Thatsachen beruht, dass sie vielmehr geradezu im Gegensatz zur naturwissenschaftlichen Forschung steht und auf der Basis der idealistischen Richtung der Naturphilosophie aufgebaut wurde, habe ich in meiner »Geschichte der Botanik« 1875 klar ausgesprochen. Den Grundgedanken dieser Kritik hat später auch Schwendener in seiner »Mechanischen Theorie der Blattstellungen« 1878 in den Vordergrund seiner Betrachtungen gestellt. — Eine sehr bemerkenswerthe historische Darstellung aller bisher über die Blattstellung geltend gemachten Ansichten, sowie eine eigene Theorie enthält Casimir de Candolle's: »Considérations sur l'étude de la phyllotaxie« (Genf 1881).

XXX. Vorlesung.

Ursächliche Beziehungen des Wachsthums verschiedener Organe einer Pflanze unter sich.

(Correlationen.)

Die in den letzten vier Vorlesungen klar gelegten Wachsthumsvorgänge müssen wir einstweilen als bloße Thatsachen hinnehmen, deren causale Begründung gegenwärtig ein Ding der Unmöglichkeit ist: dass die embryonalen Anlagen aller Organe aus Vegetationspunkten hervorgehen, die an sich selbst Überreste oder Fortbildungen der befruchteten Eizelle des Embryos darstellen, dass dieselben dann ihr embryonales Gewebe innerlich differenziren, dass sie in der postembryonalen Entwicklung nicht nur an Volumen zunehmen, sondern auch während dieser Wachsthumsperiode erst ihre bleibende äußere Gestalt gewinnen u. s. w., alle diese der Entwicklungsgeschichte angehörigen Momente des Wachsthums müssen wir einstweilen als Thatsachen hinnehmen, d. h. wir müssen uns begnügen, die fraglichen Erscheinungen einstweilen rein objektiv und vorurtheilsfrei aufzufassen, um später einmal auch einen Blick in die Ursachen zu gewinnen, die es bewirken, dass die Dinge geradeso verlaufen, wie sie geschildert worden sind und die unmittelbare Beobachtung sie darstellt. Die Pflanzenphysiologie befindet sich diesen Wachsthumserscheinungen gegenüber in derselben Lage, wie die Krystallographie etwa gegenüber der Frage, warum das Kochsalz, der Diamant, das Kupfer u. s. w. trotz ihrer sonstigen Verschiedenheit doch in dem regulären System krystallisiren, wogegen der Graphit, der Kalkspath, der Quarz u. s. w. Gestalten des hexagonalen Systemes annehmen.

Indessen tauchten bei unseren bisherigen Betrachtungen über das Wachsthum doch ab und zu schon causale, ursächliche Beziehungen nebenbei mit auf; betreffs der Zellbildung in den Vegetationspunkten bot uns das Gesetz der rechtwinkligen Schneidung der Zellwände ein causales Element, aus welchem wir die Zellenanordnung in den verschiedensten embryonalen Geweben uns verständlich machen konnten; ebenso fanden wir

in der radiären oder dorsiventralen Struktur der Vegetationspunkte di nächste Ursache davon, dass die betreffenden Organe sich vertical, schie oder horizontal stellen und ihre Aussprossungen allseitig oder nur nac einer Seite hin erzeugen u. s. w. Offenbar liegen in diesen Beziehunge wenigstens die ersten Anfänge eines causalen Verständnisses, wenn wi auch keineswegs im Stande sind, Schritt für Schritt Ursachen und Wirkungen nach den geläufigen mechanischen Vorstellungen anzugeben.

In der heutigen und den nachfolgenden Vorlesungen beschäftigen wi uns nun mit solchen Wachsthumserscheinungen, bei denen die wirkenden Ursachen oder das Causalprincip deutlicher hervortreten, obgleich wir uns auch hier damit begnügen müssen, nur in allgemeinen Umrissen Ursachen und Wirkungen des Wachsthums anzugeben; es muss auch hier der Zukunft überlassen bleiben, die Vorgänge weiter zu analysiren, die causalen Verhältnisse in ihre einzelnen Momente aufzulösen.

Eine bessere Übersicht über die uns vorliegenden Erscheinungen gewinnen wir, wenn wir zunächst zwischen inneren und äußeren Wachsthumsursachen unterscheiden. Als Wirkung innerer Wachsthumsursachen betrachten wir es, wenn durch das Wachsthum eines Organs das Wachsthum eines anderen Organs derselben Pflanze begünstigt oder gehindert wird, wobei also eine gegenseitige ursächliche Beziehung in dem Wachsthum verschiedener Organe einer Pflanze erkannt wird. Man hat diese ursächliche gegenseitige Beziehung als Correlation des Wachsthums der Organe einer Pflanze bezeichnet. — Andrerseits liegen aber auch Erfahrungen darüber vor, dass das Wachsthum einzelner Organe oder Organtheile durch rein zufällige äußere Einwirkung, durch Beleuchtung, Gravitation, Berührung und Druck und sonstige Einflüsse der Umgebung begünstigt oder gehindert werden kann.

Wir begeben uns hier jedoch auf ein Gebiet, auf welchem eine sichere Orientirung sehr schwierig ist, nicht nur deshalb, weil die Verkettung von Ursachen und Wirkungen an sich in jedem der beiden Fälle eine höchst complicirte ist, sondern noch mehr, weil die Erfahrung lehrt, dass die Beziehungen des Pflanzenwachsthums zur Außenwelt sowie auch die Correlationen höchst variable sind: Wachsthumsvorgänge, welche bei der einen Pflanzenart ein für allemal feststehen, durch den inneren Zusammenhang der Entwicklung von selbst hervortreten, werden bei anderen Pflanzenarten erst durch bestimmte äußere Einwirkungen hervorgerufen, ohne dass in dieser Beziehung irgendwo eine scharfe Grenze aufzufinden wäre. Man sagt wohl auch, dass derartige Erscheinungen in dem einen Fall erblich und constant, in dem anderen Fall durch Reizbarkeit verursacht sind; man darf jedoch nicht vergessen, dass mit solchen Ausdrücken nichts erklärt, vielmehr nur eine logische, d. h. unseren vorgefassten Begriffen angepasste Eintheilung gewonnen ist.

Ich betrachte es nun auch hier nicht als meine Aufgabe, etwa Alles,

was betreffs der Correlationen und äußeren Bedingungen des Wachsthums bekannt ist, vorzutragen; vielmehr soll das in der heutigen Vorlesung und in den folgenden Mitzutheilende nur an einzelnen Beispielen den Sinn der hier aufgeworfenen Fragen klarer machen und zeigen, mit welchen Problemen die Theorie des Wachsthums sich zu beschäftigen hat, und zugleich muss ich darauf hinweisen, dass gerade in den postembryonalen Zuständen des Wachsthums, mit denen wir es hier vorwiegend zu thun haben, die Pflanzenorgane ebensowohl für innere, wie äußere Einwirkungen in hohem Grade empfindlich sind. Trotz aller Schwierigkeiten und Unbestimmtheiten jedoch verknüpft sich mit derartigen Betrachtungen immerhin ein weitgreifendes Interesse, weil es sich hier um die Frage handelt, von welchen Ursachen die innere Struktur und äußere Gestalt der Organismen bestimmt wird. Die Zeit liegt ja noch kaum hinter uns, wo man die Formen organischer Körper als etwas außerhalb aller Causalität Liegendes betrachtete, wo jeder Organismus als eine mehr oder minder gelungene Realisation einer »Idee« aufgefasst wurde. Wir stehen also hier an dem Scheideweg zweier verschiedener Weltansichten, deren eine, die idealistische, oder um es concreter zu bezeichnen: platonische, von wirkenden Ursachen auf dem Gebiet organischer Gestaltung überhaupt nichts weiß und wissen will, wogegen die meinige von dem Grundsatz ausgeht, dass die organischen Formen geradeso wie die Gestaltungen der Krystalle und überhaupt alle Gestaltungsverhältnisse, gleichgiltig, ob es sich dabei um die Form eines Wassertropfens, eines Planeten, einer Wolke oder sonst irgend eines Naturproduktes handelt, durch wirkende Ursachen hervorgerufen sein muss, welche durch die Natur der Materie und ihrer Kräfte unter den gegebenen Umständen bestimmt werden.

Von diesem Gesichtspunkt aus erscheinen auch die rudimentären Anfänge einer causalen Erklärung organischer Wachsthumsvorgänge bedeutungsvoll, selbst dann, wenn wir nicht im Stande sind, die Verkettung von Ursachen und Wirkungen in jedem einzelnen Fall Glied für Glied und Schritt für Schritt klar zu legen; es genügt, dass überhaupt mit Bestimmtheit gesagt werden kann, dass diese oder jene Gestaltungsverhältnisse auf organischem Gebiet sich auf bestimmte Ursachen zurückführen lassen.

Wie schon gesagt, handelt es sich also für heute um diejenigen ursächlichen Momente, welche durch das Wachsthum eines Pflanzenorgans für das Wachsthum eines anderen Organs derselben Pflanze gegeben sind, oder, um es kurz zu bezeichnen, um die Correlation des Wachsthums verschiedener Organe an einer Pflanze.

Ein sehr plastisches Material zu experimentellen Untersuchungen auf diesem Gebiet ist unsere gemeine Kartoffel: an dem unterirdischen Theil der Sprossaxe, welche sich oberhalb der Erde als Laubspross entwickelt, entstehen in den Axeln kleiner Schuppenblätter im normalen Verlauf der Dinge dünne, fadenförmige, horizontal hinstreichende, unterirdische Sprosse,

welche ebenfalls nur kleine Schuppenblätter produciren und schließlich am Ende durch lebhaftes Dickenwachsthum der Sprossaxe die Kartoffelknolle erzeugen. Schneidet man nun zu der Zeit, wo die Knollenbildung noch nicht begonnen hat, den oberirdischen Theil des Laubsprosses weg so verwandeln sich die Endknospen der noch jungen, fadenförmigen Ausläufer in gewöhnliche Laubsprosse, die sich aufrichten und über die Erde hervortreten. Man kann also durch Wegnahme des jungen Hauptsprosses seine sonst knollenbildenden Seitensprosse dazu veranlassen, eine ganz andere Wachsthumsform anzunehmen, und wir dürfen also den Schluss wagen, dass im gewöhnlichen Verlauf der Vegetation dieser Pflanze das Wachsthum des Laubsprosses es verursacht, dass seine unterirdischen Seitensprosse nicht ebenfalls Laubsprosse, sondern Kartoffelknollen werden. Man kann auch die Erzeugung der Knollen am oberirdischen Laubspross willkürlich veranlassen, wenn man bei einer kräftig wachsenden Kartoffelpflanze die zur Knollenbildung bestimmten unterirdischen Seitensprosse sorgfältig wegschneidet, also die Möglichkeit einer unterirdischen Knollenbildung beseitigt. Die im normalen Verlauf zur Bildung der Kartoffelknollen geeigneten Stoffe wandern nunmehr in die Axelknospen der oberirdischen Laubblätter, bewirken, dass die Axentheile derselben kurz bleiben und dick aufschwellen, während ihre Blätter nur schwach heranwachsen. Das Vorhandensein der unterirdischen Ausläufer bewirkt also im normalen Gang, dass die zur Knollenbildung bestimmten Stoffe die Ausbildung der oberirdischen Knospen zu Laubtrieben nicht verhindern.

Nicht minder deutlich und leicht zu beobachten ist eine ähnliche Correlation zwischen dem Gipfeltrieb vieler Bäume und den Seitensprossen unter dem Gipfel. Wird der Gipfeltrieb einer Fichte (Abies excelsa) und mancher ihr nahverwandter Abiesarten (z. B. A. cephalonica) abgebrochen oder durch Frost zerstört u. s. w., so erheben sich nach und nach die horizontal abstehenden Seitensprosse des obersten Quirls und zuweilen tritt eine ähnliche Wirkung selbst an Seitensprossen des nächst unteren Quirls ein. Nach 1—3 Jahren hat gewöhnlich einer dieser Seitensprosse die Oberhand gewonnen und sich nicht nur vertical aufgerichtet, sondern auch seine bilaterale Natur verloren; der ursprünglich horizontale Spross ist nach und nach radiär und völlig orthotrop geworden, er erzeugt fortan vier- bis fünfstrahlige Astquirle, genau so wie der ursprüngliche Gipfeltrieb des Hauptstammes. Wir dürfen aus diesen Thatsachen schließen, dass bei normalem Wuchs ein ursächliches Verhältniss zwischen dem Wachsthum der jüngeren Seitensprosse und dem Gipfeltrieb des Hauptstammes besteht, das Wachsthum des letzteren verursacht offenbar, dass die Seitensprosse dorsiventral werden, horizontal wachsen und sich vorwiegend in horizontaler Richtung rechts und links verzweigen. Ein ähnliches Verhältniss besteht aber auch unter den verschiedenen Sprossen eines Quirls: sind diese unter sich gleich stark, so erheben sie sich sämmtlich nach Wegnahme des Gipfels, aber ge-

wöhnlich überholt der stärkste die anderen und gewinnt die Herrschaft, die vorher der eigentliche Gipfelspross ausübte. Bei der Rothtanne kommt es aber nicht selten vor, dass nach der Entgipfelung des Hauptstammes zwei, selbst drei Seitensprosse sich zu vollständigen Gipfeltrieben ausbilden. Viel weniger plastisch ist in dieser Beziehung die Edeltanne (Abies pectinata) und wohl auch manche der nächstverwandten Arten. Ich habe an jungen Bäumen dieser Species vielfach den Gipfelspross entfernt, aber nur selten erhob sich nach 2—3 Jahren einer der obersten Seitensprosse, um sich zu einem neuen Gipfel auszubilden. Der gewöhnlichere Fall ist bei der Edeltanne der, dass dicht unter der Stelle, wo man den Gipfelspross abgeschnitten hat, oder auch aus der Oberseite auf der Basis der nächsten Seitensprosse kleine, vorher unbemerkte schlafende Augen auszutreiben beginnen, zuweilen erst 1—2 Jahre nach der Entgipfelung, von denen dann gewöhnlich eins stärker als die anderen wächst und sich endlich nach Jahren zu einem neuen radiär gebauten Tannengipfel umgestaltet.

Ganz ähnliche gegenseitige Beziehungen zwischen Hauptstamm und Ästen sind nun überhaupt bei Holzpflanzen, zumal auch bei vielen Laubhölzern wirksam und werden bei der Baumkultur, speciell bei der Kunst des Baumschnittes in der mannigfaltigsten Weise benutzt, um künstlich in den Wachsthumsgang der Pflanze einzugreifen. die Ausbildung gewisser Knospen zu fördern, die anderer zu unterdrücken; ganz dasselbe geschieht aber auch bei krautartigen, kleinen Pflanzen und selbst schon an Keimpflanzen. Lässt man z. B. unsere gemeine Feuerbohne (Phaseolus multiflorus) keimen, bis die Hauptwurzel etwa 10—12 Ctmtr. lang geworden ist und schneidet man dann vorsichtig den jungen Keimtrieb, die sogenannte Plumula, zwischen den beiden Cotyledonen ab, so wachsen, indem auch das Wurzelsystem an Kraft gewinnt, aus den Axeln der beiden Cotyledonen sehr kräftige Sprosse hervor, die sich sonst bei dieser Pflanze nicht zu entwickeln pflegen, weil für gewöhnlich der normale Hauptspross den gesammten Nahrungsvorrath des Samens, soweit er zur Bildung von Laubsprossen geeignet ist, an sich zieht; bei unserem Experiment dagegen dringen die sprossbildenden Substanzen des Samens in die Vegetationspunkte der Axeln der Cotyledonen ein und veranlassen deren kräftiges Austreiben; nicht selten tritt dabei aber eine Abnormität hervor: diese üppig wachsenden Axelsprosse der Cotyledonen zeigen sogenannte Veränderungen oder Fasciationen, d. h. die Sprossaxen werden bandartig breit und krümmen sich, wobei auch noch andere Abnormitäten auftreten. Da Fasciationen bei den verschiedensten Pflanzen, z. B. bei Weiden, kamillenartigen Compositen u. s. w., nicht selten vorkommen, ist es immerhin von einigem Interesse zu wissen, dass man derartige Abnormitäten auch künstlich hervorzurufen im Stande ist.

Ein reichhaltiges und wohl durchdachtes Erfahrungsmaterial über Wachsthumscorrelationen hat vor einigen Jahren Goebel in seinen: »Bei-

trägen zur Morphologie und Physiologie des Blattes« geliefert[1]); ich muss mich jedoch begnügen, nur einige seiner Resultate hier kurz zu reproduciren. Goebel's Untersuchungen beziehen sich vorwiegend auf die Correlation zwischen den grünen, normalen Laubblättern und den Schuppen der Winterknospen, welche die jungen Laubblätter bis zur nächsten Vegetationsperiode umhüllen (vgl. Fig. 301). Er zeigt nun zunächst durch einfache Beobachtung, dass die Knospenschuppen und ebenso die schuppenförmigen kleinen Blätter unterirdischer Sprosse vieler Pflanzen ihrer ursprünglichen Anlage nach thatsächlich gewöhnliche Laubblätter sind, die aber bei der weiteren Entwicklung insofern verkümmern, als die Blattspreite (Lamina) frühzeitig, oft schon wenn sie mit bloßem Auge noch nicht oder kaum sichtbar ist, zu wachsen aufhört, wogegen ein unterer Theil des Blattes, der bei den normalen Laubblättern nur wenig oder gar nicht ausgebildet wird, der sogenannte Blattgrund, in vielen Fällen stark heranwächst und den eigentlichen Körper der Schuppe darstellt.

Um dem Sachverhalt etwas näher zu treten, muss zunächst bemerkt werden, dass, wie Eichler schon 1861 festgestellt hat, bei der Entwicklung der Blätter zwei oder drei Stufen unterschieden werden müssen: was als Blatt unmittelbar aus dem Vegetationspunkt des Sprosses hervortritt, nannte Eichler das Primordialblatt, welches als sichelförmiger oder ringförmiger Wulst von embryonalem Gewebe erscheint. Dieses Primordialblatt gliedert sich nun zunächst in zwei Haupttheile: eine stationäre, nicht weiter an der Blattbildung theilnehmende Zone und einen das eigentliche Blatt erzeugenden Theil. Erstere ist der Blattgrund, letzterer das sogenannte Oberblatt, aus welchem auf jeden Fall die Blattspreite entsteht, und wenn ein Blattstiel sich bildet, so wird er zuletzt zwischen Blattgrund und Spreitenanlage nachträglich gewissermaßen eingeschoben. Goebel zeigt nun, dass die Schuppen an den Winterknospen von Syringa, Lonicera, Daphne u. a. dadurch zu Stande kommen, dass die Laubblattanlagen auf einer mittleren Stufe ihrer Entwicklung stehen bleiben, wobei es zur Bildung des sonst normalen Blattstieles gar nicht erst kommt.

Eine zweite Kategorie von Knospenschuppen findet man bei den Ahornarten, der Rosskastanie und anderen Bäumen. In diesen Fällen entsteht nämlich die Knospenschuppe dadurch, dass der obengenannte Blattgrund des Primordialblattes zu kräftiger Entwicklung gelangt, während die Blattspreite zwar angelegt wird, aber schon frühzeitig verkümmert und dann an der Spitze der Schuppe mikroskopisch nachgewiesen werden kann. Mustert man im Frühjahr zahlreiche austreibende Winterknospen der Ahornbäume und Rosskastanien, so findet man nicht selten vermittelnde Formen zwischen gewöhnlichen Knospenschuppen und Laubblättern: der schuppenförmige Theil, also der herangewachsene Blattgrund, ist dann kleiner, die verkümmerte Spreite aber so groß, dass man sie sofort als Laubblatt erkennt.

Bei einer dritten Kategorie von Winterknospen sind es dagegen die sogenannten Nebenblätter (Stipulae), d. h. seitwärts rechts und links neben dem eigentlichen Blatt aus dem Blattgrunde hervortretende blattähnliche Gebilde, aus denen die Knospenschuppen entstehen. Bei verschiedenen Alnusarten (Ellern) und dem Tulpenbaum kommt die Umhüllung der Winterknospen einfach dadurch zu Stande, dass das unterste ziemlich normal entwickelte Laubblatt seine beiden Nebenblätter in Form von Knospenschuppen ausbildet. Auch bei unseren einheimischen Eichen, der Weiß- und Rothbuche sind es die Stipulae verkümmerter Laubblätter, welche die Winterknospen einhüllen, wobei jedoch die Spreiten der betreffenden Blätter schon frühzeitig völlig verkümmern, jedoch so, dass mikroskopisch ihre wahre Natur noch deutlich erkannt werden kann. Auch die Knospenschuppen derjenigen Coniferen und Cycadeen, welche überhaupt Ruheknospen bilden, sind nach Goebel's Untersuchungen nur veränderte Laubblätter. Von unterirdischen Schuppen seien hier die an Rhizomen von Dentaria, Chrysosplenium, Anemone hepatica und anderen Anemonen genannt. In all' diesen Fällen sind die unterirdischen, zuweilen feisten Rhizomschuppen durch weitere Ausbildung des Blattgrundes entstanden, während die noch mehr oder minder deutlich vorhandene Lamina verkümmert.

Dass es sich bei diesen Schuppenbildungen nun wirklich um Fälle von Wachsthumscorrelationen handelt, hat Goebel experimentell bewiesen, unter Anderem bei Prunus padus. Das Wachsthum dieses Baumes geht so vor sich, dass im Frühjahr die Axelknospen der vorjährigen Laubtriebe sich entfalten und ihrerseits wieder Axelknospen bilden, welche zunächst Knospenschuppen produciren, um von diesen umhüllt während des Sommers und folgenden Winters die Ruheperiode durchzumachen. Die Knospenschuppen, die also im Frühjahr entstehen, kommen bei Prunus padus durch kräftige Fortbildung des Blattgrundes zu Stande, der oben die Andeutungen nicht nur der eigentlichen Blattspreite, sondern auch zweier Stipulae trägt, beides jedoch sehr klein, nur mikroskopisch erkennbar. — Am 14. April wurde eine Anzahl von im Austreiben begriffenen Zweigen und jungen Pflanzen von Prunus padus theils entlaubt, theils entgipfelt, d. h. die Gipfelknospe weggenommen. Am 10. Mai fand sich nun, dass die Axelknospen, welche normal erst im nächsten Frühjahr zur Entfaltung kommen sollten, angefangen hatten, auszutreiben und in der Folge bildeten sich aus ihnen normale kräftige Laubsprosse. Indem wir von anderen Ergebnissen des Versuches absehen, lehrt derselbe, dass die unmittelbar nach ihrer Anlegung zum weiteren Wachsthum veranlassten Blätter sich nicht in gewohnter Weise zu Knospenschuppen ausbildeten, sondern die Gestalt gewöhnlicher Laubblätter annahmen. Die Laubblattanlagen, die, wenn man den Spross sich selbst überlässt, ihre Spreite verkümmern lassen und ihren Blattgrund als Knospenschuppe ausbilden, hatten sich hier zu normalen Laubblättern entwickelt und zwar deshalb, weil man frühzeitig die Aus-

bildung der im vorigen Jahr angelegten Blätter des Muttersprosses durch Wegnahme oder durch Entgipfelung die weitere Blattbildung am Muttersprosverhindert hatte; so konnten die zur Ausbildung echter Laubblätter nöthigen Nahrungsstoffe in diejenigen jungen Blattanlagen gelangen, die für gewöhnlich als Schuppen sich ausbildeten oder mit anderen Worten: das Wachsthum der Laubblätter eines austreibenden Sprosses von Prunus padus verhindert die gleichzeitig in seinen Blattaxeln entstehenden Seitensprosse, ihre Laubblätter ebenfalls auszubilden, womit die Correlation beider nachgewiesen ist; und ähnlich verhalten sich die Dinge bei vielen anderen Pflanzen. Experimentell bestätigt wurde es von GOEBEL bei der Rosskastanie, bei Ahornen, Rosen, Syringen und Eichen. Auf die complicirteren und an solchen Pflanzen, welche dem Leser weniger bekannt sein dürften, vorgenommenen Untersuchungen GOEBEL's wollen wir hier nicht eingehen.

Die Complicationen, welche bei der experimentellen Untersuchung von Wachsthumscorrelationen eintreten, werden vorwiegend dadurch veranlasst, dass mit dem veränderten Wachsthum eines Organs auch alle seine Reaktionen gegen die Außenwelt sich ändern, wodurch zugleich bewiesen wird, was ich schon in den ersten Vorlesungen betonte, dass die wahre physiologische Natur der Organe weniger in ihrer äußeren Gestalt und anatomisch sichtbaren Struktur, als in ihrer Reizbarkeit oder Reaktionsfähigkeit zu suchen ist. Schon bei den zuerst genannten Beispielen der Kartoffel und bei dem Ersatz weggenommener Stammgipfel an Bäumen tritt es deutlich genug hervor, wie mit der Veränderung des Wachsthums durch Eingriffe in die correlativen Verhältnisse auch der Geotropismus d. h. die Reaktionsfähigkeit des Organs gegen die Gravitation sich eo ipso ändert, und in anderen Fällen lässt sich zeigen, wie bei derartigen Eingriffen auch die Reaktion der sich verändernden Organe gegen die Einwirkung des Lichtes sich verändert.

Aus der geringen Zahl von Beispielen, an denen ich den Begriff der Wachsthumscorrelation zu erläutern suchte, darf man nicht schließen, dass es sich hier überhaupt nur um gelegentliche vereinzelte Vorkommnisse handelt; vielmehr haben wir alle Ursache zu glauben, dass ähnliche, oft aber auch schwierig zu eruirende Beziehungen zwischen dem Wachsthum eines Organs zu dem aller übrigen einer Pflanze ganz allgemein verbreitet sind. Bei den Thieren, zumal den höher organisirten, ist schon durch die fester abgeschlossene Individualität eine Correlation aller Organe unter sich, die ja sämmtlich von demselben Blut ernährt werden, nicht nur vorhanden, sondern auch leichter begreiflich als bei den Pflanzen, wo man durch die alltägliche, aber oberflächliche Erfahrung vielmehr zu der sehr verbreiteten Meinung gelangt ist, als ob jedes Organ unbekümmert um die anderen sich bildete und wüchse; besonders die Möglichkeit, aus abgeschnittenen Stücken von Blättern, Sprossaxen, Wurzeln durch Regeneration der fehlenden Organe

ganze Pflanzen zu erzielen, verleitet leicht zu dem Glauben, eine
ere gegenseitige Beziehung der Pflanzenorgane unter sich sei überhaupt
vorhanden. Allein eine tiefere Einsicht in das gesammte Wesen der
tation führt zu dem entgegengesetzten Resultat. Auch in der Pflanze
ıft ja jedes wachsende Organ seinen Bildungsstoff aus dem gemein-
n Nahrungsvorrath, der durch die Assimilation der Blätter in den Ge-
ın sich anhäuft und verbreitet, oder in Reservestoffbehältern aus einer
ren Vegetationsperiode massenhaft niedergelegt ist, und es leuchtet
lass wenn aus diesem gemeinschaftlichen Vorrath zahlreiche verschie-
Organe gleichzeitig ihr Wachsthumsmaterial beziehen, dem einen das
gen wird, was das andere für sich braucht und es kann, wie z. B. die
von Prunus padus citirte Erfahrung lehrt, durch das Wachsthum eines
ses dasjenige seiner Seitenknospen während derselben Zeit gehindert
en. Vor Allem müssen von diesem Gesichtspunkt aus gleichartige Or-
als Mitbewerber um den gemeinschaftlichen, gleichartigen Nahrungs-
th betrachtet werden: das Wachsthum eines Sprosses wird vorwiegend
kwirken auf das anderer Sprosse, das Wachsthum einer Wurzel vor-
end auf das anderer Wurzeln; denn es bedarf durchaus keines Be-
s, dass die Stoffmischungen, welche die Sprosse aus dem allgemeinen
ıngsvorrath der Pflanze ziehen, von anderer Natur sind als diejenigen,
e das Baumaterial der Wurzeln liefern. Ebenso lehrt die Erfahrung,
in dem durch Assimilation gewonnenen und durch den Stoffwechsel
r veränderten Nahrungsmaterial besondere Stoffmischungen sich diffe-
ren, aus denen die Sexualorgane und bei den Phanerogamen die Blü-
entstehen: nimmt man einer Pflanze die jungen ersten Blüthenknospen
so ist der gewöhnliche Erfolg der, dass nunmehr andere, viel jüngere
enknospen, die vielleicht gar nicht zur Entwicklung gekommen wären,
kräftiger zu wachsen beginnen; oder dass Blüthenknospen, die noch
icht angelegt waren, an Orten entstehen, wo sie ohne den Eingriff
ıaupt nicht entstanden wären, — eine Thatsache, auf deren alter
tniss die Obstkultur zum Theil beruht. Wären es dieselben Stoff-
che, aus denen sich die Blüthen, Laubsprosse und Wurzeln bilden, so
nicht einzusehen, warum die Wegnahme junger Blüthenknospen nicht
ein verstärktes Wachsthum der Blätter und Wurzeln hervorrufen
. Letzteres geschieht zwar unter Umständen, aber erst in Folge wei-
innerer Zusammenhänge, die wir hier nicht weiter verfolgen können.
interessirt uns hier die Frage nicht weiter, wie wir uns etwa chemisch
ntstehung dieser verschiedenen organbildenden Stoffgemische zu den-
ıaben. Betrachtungen darüber[2]) findet man in meinen Aufsätzen:
Stoff und Form der Pflanzenorgane«, und später, wenn es sich um
ortpflanzung handelt, finde ich wohl Gelegenheit, die Frage wieder
nehmen. Hier sollte eben nur auf eines der nächstliegenden und jeden-
wichtigsten Momente, welche bei der Correlation des Wachsthums mit-

wirken, hingewiesen werden, womit durchaus nicht etwa behauptet sein soll, dass nicht noch andere Ursachen mitbestimmend eingreifen; vor Allem ist das Eine noch hervorzuheben, dass die verschiedenen Organe, indem sie von dem gemeinschaftlichen Nahrungsmaterial der Pflanze wachsen, zwar als Mitbewerber um dasselbe einander gewissermaßen feindlich gegenüberstehen, wogegen aber andrerseits zu beachten ist, dass die verschiedenen Organe, zumal Sprosse und Wurzeln einander durch ihre Funktionen unterstützen, für einander geradezu unentbehrlich sind. Allein dies letztere sind sie im Allgemeinen erst dann, wenn sie ausgewachsen und für ihre specifische Funktion vollkommen ausgebildet sind: ein fertiges, ausgewachsenes Laubblatt befördert die Entstehung neuer Laubsprosse, weil es durch seine Assimilation neues Wachsthumsmaterial liefert u. s. w. Betrachtungen dieser Art würden uns jedoch auf Gebiete zurückführen, welche ich bereits in der Ernährungslehre ausführlich behandelt habe.

Man darf auch nicht erwarten, dass alle Wachsthumscorrelationen durch experimentelle Eingriffe des Beobachters so leicht nachzuweisen sind, wie in den oben näher betrachteten Fällen; vielmehr können in der Pflanze Ursachen vorhanden sein, die den Erfolg derartiger Experimente in ganz andere, als die gewünschten, Bahnen leiten. Aber auch ohne experimentelle Eingriffe können wir gestützt auf das, was ich bisher überhaupt vorgetragen habe, eine tiefere Einsicht in sehr weitgreifende Correlationen der gesammten Organisation einer Pflanze gewinnen. Als ein Beispiel möchte ich vor Allem die schon in früheren Vorlesungen wiederholt angedeuteten Beziehungen anführen, welche zwischen den Eigenschaften des Chlorophylls und der gesammten äußeren und inneren Organisation in der Art bestehen, dass man ohne Übertreibung behaupten kann, die gesammten Gestaltungsverhältnisse im Pflanzenreich, besonders das ganz andere Aussehen der Pflanzen im Vergleich zu dem der Thiere beruhe auf den Eigenschaften und den Wirkungen des Chlorophylls. Wir betreten damit freilich ein Gebiet, welches über die vorhin geschilderten Wachsthumscorrelationen weit hinausreicht, allein da eben doch die gesammte Organisation einer Pflanze das Resultat ihres Wachsthums ist, so können wir immerhin das hier Folgende in unseren heutigen Gedankenkreis mit hineinziehen.

Es kommt mir darauf an, etwas eingehender zu zeigen, dass in der That die wesentlichsten Organisationsverhältnisse der Pflanzen durch die Eigenschaften des Chlorophylls ursächlich bestimmt sind.

Wir gehen davon aus, dass die chlorophyllhaltigen Zellen die einzigen Assimilationsorgane der Pflanze sind, dass sie allein aus Kohlensäure und Wasser organische und organisirbare, zum Wachsthum neuer Organe taugliche Substanz erzeugen können, dass sie dazu jedoch derjenigen Stoffe bedürfen, welche nur aus dem Boden von den Wurzeln aufgenommen werden können, der sogenannten Aschenbestandtheile, zu denen sich zum Zweck

ler Eiweißbildung noch eine stickstoffhaltige Verbindung, die Salpetersäure, ugesellt.

Nun lehrt die Erfahrung, dass schon eine sehr dünne Schicht von hlorophyllhaltigem Gewebe alle diejenigen Lichtstrahlen vollständig ausutzt, welche die Assimilation bewirken. Eine dicke Schicht chlorophyllaltigen Gewebes hat daher gar keinen Zweck, ja sie wäre eine Stoffverchwendung in der Pflanze. Dementsprechend finden wir nun, dass überall n Pflanzenreich nur sehr dünne Schichten von grünem Assimilationsgewebe ur Verwendung kommen, Schichten von ein oder einigen Zehntel Millieter Dicke, selbst dann, wenn, wie bei den succulenten Pflanzen, die lätter oder saftigen Sprossaxen eine sehr beträchtliche Dicke und Masse beitzen, in welchen Fällen alsdann die dünne Schicht grünen Gewebes der berfläche des Organs möglichst nahe liegt, um das einfallende Licht besser uszunützen.

Dagegen ist es für eine kräftige, ausgiebige Assimilation oder Erzeuung wachsthumsfähiger Substanz von größtem Gewicht, dass die dünnen, rünen Gewebeschichten möglichst ausgedehnte Flächen darstellen, wenn s überhaupt zur Bildung einer kräftig wachsenden Pflanze kommen soll.

In diesen Erwägungen liegt nun der Grund, dass es bei fortschreitener Vervollkommnung der Pflanzenorganisation aus ihren ersten Anfängen or Allem darauf ankommen musste, Organe herzustellen, welche bei sehr eringer Dicke eine möglichst große Fläche chlorophyllhaltigen Gewebes esitzen. Bei den niederen Algen wird dies dadurch erreicht, dass sie die orm haardünner, langer Fäden oder aber sehr dünner flacher Lamellen nnehmen, so dass in beiden Fällen das Körpervolumen im Verhältniss zu einer Fläche ein sehr geringes bleibt. Diese beiden Formen, dass nämlich ie ganze Pflanze eine dünne Fadengestalt meist mit reichlicher Verzweiung oder aber eine flache blattartige Form annimmt, finden wir übrigens uch nicht bloß bei höher organisirten Algen, sondern auch bei Moosen und elbst bei manchen Gefäßpflanzen, den blattlosen Sträuchern Psilotum, partium u. a. wieder, wobei dann immer das Princip festgehalten wird, ass nur eine sehr dünne, dem Licht zugängliche peripherische Schicht von ssimilationsgewebe vorhanden ist. Allein viel vollkommener wird der nannte Zweck erreicht, wenn sich die Sprosse in Blätter und Axentheile fferenziren, was schon häufig genug bei Algen, ganz allgemein bei den ubmoosen und Gefäßpflanzen einzutreten pflegt. Dadurch wird es dem rosssystem möglich, eine große Zahl chlorophyllhaltiger, dünner Lamellen zweckmäßiger Entfernung von einander dem Licht, also dem Ernährungscess darzubieten und nur bei einer derartigen Differenzirung in einen ger (Sprossaxe) und aus ihm hervortretende chlorophyllhaltige Lamellen ätter) schwingt sich die Vegetation überhaupt erst zu ihren höheren ganisationsstufen und ganz besonders auch zu mächtigen, das trockene d bewohnenden Formen empor, wie sie uns in den großen Farnen, Pal-

men, Coniferen, Laubhölzern und dicotylen Stauden bekannt sind. Wie sonst könnte das Problem gelöst werden, eine kaum 0,2 — 0,3 Millmtr. dicke Schicht von Assimilationsgewebe von oft vielen Quadratmetern Fläche so auszubilden und zu tragen, dass dadurch das mächtige Assimilationsorgan entsteht, wie wir es in der tausendblättrigen Baumkrone einer Buche oder Eiche, in den wenigen aber großen Blättern einer Banane oder Palme vorvorfinden! Denken wir uns eine Pflanze etwa von der Art einer Marchantia, wo der grüne Spross selbst die dünne Schicht der Assimilationsfläche trägt, so groß und so schwer wie eine mächtige Palme oder Eiche, dann leuchtet sofort ein, welch' monströse, den höheren Typen des Pflanzenreiches widersprechende Organisation wir dann vor uns hätten. Freilich fehlen auch den cactusartigen Pflanzen die Blattflächen, sie begnügen sich mit einer dünnen Chlorophyllschicht am Umfang der dicken Sprosse, dafür ist aber auch ihre Zunahme an organischer Masse eine verhältnissmäßig sehr langsame, und was vielleicht merkwürdiger ist, ihre blattlosen, grünen Sprossaxen nehmen selbst häufig genug wie bei Phyllocactus, manchen Opuntien u. a. laubblattähnliche Formen an, was bei den mit Cladodien versehenen Sträuchern wie Ruscus, Phyllanthus u. a. in noch höherem Grade geschieht.

Die Pflanzenwelt, soweit sie durch grünes Gewebe sich selbstständig ernährt, wird ganz und gar in ihrer Gesammtform von dem Princip beherrscht, an relativ dünnen Trägern oder Sprossaxen möglichst zahlreiche, möglichst dünne und große, grüne Flächenorgane (Blätter) zu entwickeln. Der daraus entspringende im Allgemeinen so überaus graciöse Wuchs der chlorophyllhaltigen Pflanzen wird also eben durch ihren Chlorophyllgehalt hervorgerufen, weil die Thätigkeit des Assimilationsparenchyms nur in diesem Fall zu voller Geltung kommt. Den Gegensatz bieten uns sofort die nicht chlorophyllhaltigen Pflanzen, die Fruchtkörper der Pilze und die phanerogamen Schmarotzer und Humusbewohner. Gerade der Mangel des Chlorophylls ist es, der hier die Flächenausbreitung in Form von großen Blättern überhaupt überflüssig macht; die vorwiegend als Sprossaxen entwickelten Pflanzenkörper erscheinen daher nackt, feist, plump und ungraciös. Auch fehlt ihnen, so wie allen, selbst hochorganisirten Wasserpflanzen die eigentliche Holzbildung, weil sie derselben nicht bedürfen: da den chlorophyllfreien Pflanzen, die sich ohnehin niemals bis zu der Größe und Massenbildung eines Baumes oder auch nur mäßigen Staude emporschwingen, sondern meist klein und unscheinbar bleiben, bei dem Mangel großer Laubflächen auch die Transpirationsorgane fehlen, so fällt bei ihnen der von der Wurzel aus zur Laubkrone hin fließende Wasserstrom der Holzpflanzen weg, sie bedürfen des Holzes nicht, weil sie keine chlorophyllhaltigen Blätter besitzen. Andrerseits fehlt auch den echten Wasserpflanzen das Holz in physiologischem Sinn, sie besitzen zwar oft sehr große Laubflächen, allein diese sind untergetaucht, oder sie schwimmen auf der Wasseroberfläche und können das ihnen nöthige Wasser aus nächster Nähe

bst aufnehmen, ohne also eines von den Wurzeln her kommenden aus-
bigen Wasserstromes zu bedürfen. So können wir also einfach sagen,
Holzbildung und wie nach früheren Auseinandersetzungen hinzugefügt
rden muss, die Ausbildung zahlreicher, dicker Sklerenchymstränge wird
anlasst dadurch, dass die Sprossaxen der Landpflanzen sich über die
le erheben, in der Luft und am Licht ihre Laubflächen ausbreiten, die
den verholzten Geweben der Stämme und Zweige nicht nur biegungs-
te Träger, sondern zugleich die Organe finden, die ihnen das mit Nähr-
ffen versehene Wasser von den Wurzeln her zuführen. Ich habe früher
sucht, klar zu legen, durch welche Einrichtungen der im Holz aufstei-
ıde Wasserstrom gerade in die transpirirenden grünen Blätter hinge-
et wird, wie durch die Nervatur oder Gefäßbündelvertheilung in diesen
zuströmende Wasser in Tausende feiner Kanäle einfließt, aus denen die
orophyllhaltigen Zellen der Blätter ihr Nahrungswasser entnehmen. Ich
gte aber auch schon p. 61, wie mit zunehmender Größe der Blattflächen,
o der Ausbreitung des Chlorophyllgewebes, dieser Nervatur noch die
eite, wichtige Aufgabe zufällt, die äußerst dünne Blattlamelle flach aus-
pannt zu erhalten und zugleich vor dem Einreißen von der Seite her zu
ützen.

Durch diese Erwägung, die ja nur die gröbsten Züge der Pflanzen-
anisation hervorhebt, geht als leitender Faden immer der Gedanke hin-
rch, dass alle diese Einrichtungen nur deshalb einen Sinn und Zweck
en, weil die betreffenden Pflanzen durch das Chlorophyll unter dem
fluss des Lichtes ernährt werden.

Aber knüpfen wir noch einmal an den im Holz aufsteigenden, in der
rvatur der Blätter sich vertheilenden Wasserstrom an, so wissen wir
on von früher her, dass er im Grunde nur den einen Zweck verfolgt,
n Assimilationsgewebe die Nährstoffe des Bodens zuzuführen. Diese aber
rden in sehr vielem Wasser gelöst, von den Wurzeln in der Erde auf-
ommen, und ich habe früher ausführlich gezeigt, mit welchen Schwierig-
ten die Wurzeln der Landpflanzen zu kämpfen haben, um aus einem
ım feuchten Boden diese großen Wassermengen zu gewinnen, dass sie
ar genöthigt sind, einen Theil der Nährstoffe mittels ihrer unzähligen
ırzelhaare erst aufzulösen, um sie dem Säftestrom zu übergeben. Dieser
stung sind nun aber die Wurzeln nur dann gewachsen, wenn sie ihrer-
s nicht nur die nöthige Oberfläche, sondern auch hinreichend zahlreiche
ührungspunkte mit den Bodentheilchen gewinnen. Ersteres geschieht
ächst durch die große Länge, welche die Gesammtheit aller Wurzel-
en und ihrer Verzweigungen im Boden erreicht; bei dieser Längen-
wicklung und dem meist sehr geringen Querschnitt der Saugwurzeln
d schon eine relativ große Flächenausdehnung erreicht, die sich aber in
raus zweckmäßiger Weise durch die Produktion der zahlreichen Wurzel-
re und deren immer neue Entstehung hinter den fortwachsenden

Wurzelspitzen ergänzt. Alle diese schon in der Organographie von mir besprochenen Eigenschaften der Wurzeln finden wir aber nur bei den chlorophyllhaltigen Landpflanzen entwickelt, nur diese brauchen ein so ausgedehntes und ein so organisirtes Wurzelsystem. Wir müssen abermals anerkennen, dass die Eigenschaften des Chlorophylls und seine Ernährungsthätigkeit es sind, durch welche die Organisation der Wurzeln bei Landpflanzen hervorgerufen wird. Die chlorophyllfreien Landpflanzen, da sie keinen Transpirationsstrom brauchen, haben auch nur wenige, kurze, meist dicke Wurzeln; die Wasserpflanzen dagegen sind wieder aus einem anderen Grund der Mühe überhoben, ein großartiges Wurzelsystem zu entwickeln; da sie im Stande sind, mit ihrer gesammten Oberfläche oder wenn die Blätter schwimmen, wenigstens mit der Unterfläche derselben Wasser und Nährstoffe aufzunehmen, so bedarf es eben keines Wurzelsystemes oder doch nur einer Nachhülfe durch ein solches, um die Ernährungsthätigkeit des Chlorophylls zu unterhalten. Bei Algen und selbst manchen phanerogamen Wasserpflanzen sind die Wurzeln vorwiegend oder selbst ausschließlich Klammerorgane, um die Pflanzen an ihrem Standort zu befestigen, was ebenfalls wieder dazu beiträgt, ihre chlorophyllhaltigen Theile in einer solchen Lage zu erhalten, dass sie unter dem Einfluss des Lichtes assimiliren können.

Offenbar sind die hier nur flüchtig angedeuteten Organisationsverhältnisse bei der forschreitenden Entwicklung des Pflanzenreiches durch Correlationen entstanden und bis zu [einem gewissen Grade können wir sogar einsehen, wie es zugegangen ist; im Allgemeinen so, dass eben das Chlorophyllgewebe, je besser es sich in dünnen breiten Schichten am Licht ausbreiten konnte, auch desto befähigter wurde, große Massen von Pflanzensubstanz zu erzeugen, die das Material zur Bildung mächtiger Holzmassen lieferten und andrerseits wissen wir, dass gerade die größere Lufthaltigkeit eines Bodens, wie ihn die Wurzeln der Landpflanzen bedürfen, wesentlich dazu beiträgt, die Verlängerung und Verzweigung der Wurzeln zu begünstigen. In dem Grade, wie dies geschieht, können die Erdwurzeln auch größere Quantitäten von Nahrungswasser dem Chlorophyll übergeben, welches seinerseits das Material nicht nur für den leitenden Holzkörper, sondern auch für das Wurzelwachsthum erzeugt.

Wir könnten aber noch zahlreiche andere Organisationsverhältnisse als nothwendige Correlate der Chlorophyllthätigkeit anführen. Der Geotropismus der Wurzeln sogut wie der der Sprossaxen dient ebenso wie die heliotropische Reizbarkeit der letzteren und der Blätter vor Allem dem Zweck, die chlorophyllreichen Sprosstheile in eine ihrer Beleuchtung günstige, die Wurzelfäden in eine ihrer Thätigkeit entsprechende Lage zu bringen. In vielen Fällen wie bei den Schlingpflanzen und Rankenpflanzen entwickelten sich besondere Organisationsverhältnisse, um bei dünnen, schwachen Sprossaxen doch die assimilirenden Blätter dem Licht zuzu-

ühren; ebenso haben die zahlreichen mit sogenannter Schlafbewegung begabten Blätter jederzeit eine solche Organisation und Reaktionsfähigkeit gegen das Licht, dass sie mit Beginn des Tages diesem ihre Flächen darbieten und bei etwa allzustarker Beleuchtung sich so wenden, dass die Strahlen unter kleinen Winkeln sie treffen und so unschädlich werden. Es leuchtet ein, dass auch diese Reizbarkeiten nur insofern einen Sinn und Zweck haben, als es darauf ankommt, die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane in möglichst günstige Position zum Licht zu bringen.

Selbst diese Correlationen, die, wie schon erwähnt, im Laufe fortschreitender Entwicklung des Pflanzenreiches aufgetreten sein müssen, lassen sich wenigstens zum Theil einer experimentellen Controlle unterwerfen und selbst die alltäglichsten Erfahrungen der Pflanzenkultur bestätigen unsere obigen Folgerungen. Hier nur ein Beispiel. Lässt man eine Tabakpflanze, einen Ricinus, eine Sonnenrose u. s w. in freiem Land, auf gutem Boden sich entwickeln, so bildet sich im Laufe von 100—120 Tagen ein mächtiger, zuweilen armdicker Stamm mit zahlreichen sehr großen Blättern und einem enorm reichhaltigen Wurzelsystem. Erziehen wir dagegen eine solche Pflanze in einem Blumentopf, etwa mit 3 Liter bester Gartenerde gefüllt, so bekommen wir in 100—120 Tagen, wenn die Pflanze mit ihrem Topf im Freien steht und täglich selbst zwei- bis dreimal mit geeigneten Nährstofflösungen begossen wird, einen Stamm von der Dicke eines Fingers, eine gesammte Blattfläche, die kaum den fünften oder sechsten Theil des vorigen Falles beträgt, kurz eine kleine, unbedeutende Pflanze trotz aller künstlichen Nahrungszufuhr für die Wurzeln, trotz aller kräftigen Beleuchtung der Blätter. Allein die Ursache liegt in der Beengung des Raumes für die Wurzeln in dem Blumentopf; zwar staunt der nicht in die Sache Eingeweihte, wenn er den Wurzelballen aus dem Topf nimmt, über die scheinbar sehr große Wurzelmasse in demselben, allein thatsächlich ist dieselbe höchst gering im Vergleich zu der Bewurzlung einer gleichen Pflanze im freien Land; zudem sind die Wurzeln in einer üblen Position: sie drängen sich sammt und sonders gerade mit ihrem fortwachsenden, für die Nahrungsaufnahme bestimmten Ende ganz dicht an die Innenseite der Topfwand und bilden dort ringsum einen festen Filz, der nicht nur das weitere Wachsthum und die Verzweigung verhindert, sondern auch die Mehrzahl der Wurzeln von der im Topf enthaltenen Erde völlig abschließt und selbst eine genügende Ausnutzung aufgegossener Nährstofflösungen unmöglich macht. Das Resultat dieses mangelhaften Wurzelwachsthums ist eine geringe Zufuhr von Nahrungsstoffen in die assimilirenden Blätter, in deren Folge die Leistung derselben eine unbeträchtliche bleibt, und dies wirkt wieder zurück auf die Holzbildung im Stamm.

In diesem Fall ging die schädigende Correlation von den Wurzeln aus, sie kann aber bei voller Entfaltung der Wurzeln in der Erde auch von den Blättern ausgehen, wenn diese nämlich so schwach beleuchtet werden, dass

dadurch die Assimilation, wenn auch nicht verhindert, so doch auf eir geringe Leistung herabgedrückt wird. Neben einem auch sonst etwas al normen Aussehen der Pflanzen findet man ganz besonders, dass der Stam dünn bleibt, wenig Holz bildet und dass dieses Holz weich ist. Den Stam einer solchen Schattenpflanze kann man mit jedem Taschenmesser leich der Quere nach durchschneiden, was man bei einer normal gewachsene Pflanze oben genannter Art der Härte des Holzes wegen nicht zu Stand bringt. Dass das sogenannte Lagern des Getreides, wenn es zu üppi wächst, durch die Beschattung der unteren Halmglieder und mangelhaft Verholzung ihres Sklerenchyms hervorgebracht wird, habe ich schon in einer früheren Vorlesung in anderem Zusammenhang erwähnt.

Ein besonders schönes und lehrreiches Beispiel für die Wirkung des Chlorophylls auf die gesammte Wachsthumsweise einer Pflanze haben wir schon früher bei unseren Betrachtungen über die Ernährung der Flechten kennen gelernt. Wir fanden, dass die Flechten echte Pilze, Ascomyceten sind und doch haben sie im Allgemeinen ganz andere Körperformen als alle übrigen Pilze. Was von gewöhnlichen Pilzen über das Substrat hervortritt, ist gewöhnlich ein Fruchtträger, die Flechten dagegen entwickeln sich ganz außerhalb eines Substrates oder sie schicken nur ihre Wurzelfäden in dieses. Der Flechtenkörper, anstatt eine Neigung zur Bildung dicker saftiger oder auch holziger Körperformen zu verrathen, wie andere Pilze nimmt entweder die Form dünner blattartiger Flächen oder Bänder oder aber dünner vielfach verzweigter Sträucher an, mit anderen Worten: es beherrscht ihn die Neigung, die gewöhnlichen Pflanzenformen, die sich in flachen Ausbreitungen oder verzweigten, fadenartigen Gebilden ergehen anzunehmen und dies ist, wie ich schon früher sagte, ausschließlich die Folge davon, dass in dem Gewebe des Flechtenpilzes chlorophyllhaltige Algen geradeso enthalten sind, als ob sie einen normalen anatomischen Bestandtheil seines Gewebes darstellten. Damit ist aber zugleich gesagt, da diese chlorophyllhaltigen Zellen eben assimiliren sollen, dass sie in dünnen, aber relativ ausgedehnten Flächen sich dem Lichte darbieten müssen und dies geschieht bei den Laubflechten ähnlich wie bei gewöhnlichen Laubblättern, bei den Strauchflechten ähnlich wie bei blattlosen Sträuchern, in deren äußerer Rinde das Assimilationsgewebe liegt. Wenn irgendwo die Correlation zwischen Chlorophyll und dem gesammten Wachsthum einer Pflanze deutlich hervortritt, so ist es sicherlich bei der Vergleichung der Flechtenformen mit den Körperformen anderer Pilze; hier haben wir gewissermaßen die Probe auf das, was ich über die Correlation zwischen Chlorophyll und Pflanzengestalt überhaupt gesagt habe. —

Anmerkungen zur XXX. Vorlesung.

1) GOEBEL: »Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes«, bot. Zeitung 1880, pag. 753 ff.

2) SACHS: »Stoff und Form der Pflanzenorgane« in den Arbeiten des bot. Inst. in Wzbg. Bd. II, Heft 3, 1880, pag. 452 und Heft 4, 1882, pag. 689.

XXXI. Vorlesung.

Einwirkungen von aufsen her auf die Gestaltungsvorgänge in der Pflanze.

Wir kennen gegenwärtig eine beträchtliche Zahl von Fällen, wo durch Einwirkungen von außen her, besonders durch Gravitation, Licht, Druck und durch Thiere oder Pflanzen veranlasste Reize, Wachsthumsprocesse verändert oder überhaupt erst hervorgerufen werden; jedoch in dem Sinne, dass es dabei nicht bloß auf Beschleunigung oder Verlangsamung der Volumenzunahme ankommt; vielmehr fasse ich hier solche Fälle ins Auge, wo es sich um die Gestaltungsvorgänge selbst, um die Entstehung neuer Vegetationspunkte und ihrer embryonalen Aussprossungen, ferner um weitere qualitative Veränderungen der schon angelegten Organe durch äußere Einwirkungen handelt.

Man hat die hier zu beschreibenden Vorgänge als *Reizerscheinungen* an wachsenden Pflanzentheilen zu betrachten; denn im Grunde sind, wie schon früher gelegentlich mitgetheilt wurde, Reizerscheinungen überhaupt nichts Anderes, als specifisch eigenthümliche Reaktionen der Organismen gegen äußere Eingriffe und gerade die hier in Betracht zu ziehenden Fälle gehören in diese Kategorie. Das Gebiet der Reizerscheinungen ist aber so ausgedehnt, dass eigentlich die gesammte Physiologie es überall und fortwährend mit ihnen zu thun hat, so zwar, dass man die Physiologie geradezu als die Wissenschaft von den Reizerscheinungen bezeichnen könnte. Aber gerade deshalb wünsche ich die hier zu beschreibenden Thatsachen aus der unendlichen Zahl der Reizerscheinungen besonders für sich hervorzuheben und nicht auf unsere spätere eingehendere Betrachtung der Reizbewegungen zu verschieben, weil sie wesentlich dazu beitragen, unsere Einsicht in die Natur des Pflanzenwachsthums zu vertiefen.

Bis auf die neueste Zeit hat sich die aus uralten Bildungsperioden des menschlichen Geistes stammende Meinung erhalten, als ob die organischen Formen etwas von Ewigkeit her Bestimmtes, Unveränderliches, also dem Causalprincip Entzogenes seien und mit Rücksicht auf diese Anschauungsweise lohnt es wohl die Mühe, sich durch nähere Betrachtung einzelner

aegnanter Fälle davon zu überzeugen, dass zufällige äußere Eingriffe in
nz maßgebender Weise die Gestaltungsvorgänge an Organismen mit-
stimmen können. Dieser alten Vorstellungsweise steht in unserer Zeit
lerdings die Descendenztheorie gegenüber, nach welcher die organischen
rmen zwar nicht von Ewigkeit her bestimmt und bloße Nachbildungen
in idealer Typen (Platonischer Ideen) sind; vielmehr behauptet die Des-
ndenztheorie, dass jede organische Form das Produkt eines geschicht-
hen Processes sei, bei welchem das Zusammenwirken zweier Faktoren:
Vererbung der schon erworbenen Eigenschaften und eine oft hinzu-
tende geringe Abweichung von derselben, die Variation, als die Ursachen
r organischen Gestalt auftreten. Es liegt in dieser Auffassung allerdings
Anerkennung eines in der Zeit sich vollziehenden Werdens der organi-
en Formen, allein die wirkenden Kräfte bleiben dabei noch in der
uptsache unbestimmt. Die Descendenztheorie bietet zunächst nur die
erkennung der Thatsache, dass überhaupt im Lauf der Zeiten durch
end welche causale Verkettungen die organischen Formen entstanden
en, sie bleibt uns jedoch die Antwort schuldig auf die Frage, welche
rkenden Kräfte in irgend einem gegebenen Falle die Entstehung organi-
er Formen bestimmt haben. Freilich bilden manche sich ein, dass Erb-
hkeit und Variation solche Kräfte seien, vergessen dabei jedoch, dass
se Ausdrücke eben nur Worte für unverstandene Thatsachen sind und
s Erblichkeit und Variation im Sinne der Naturwissenschaft überhaupt
ine Kräfte d. h. keine Bewegungsursachen darstellen.

Diese allgemeinen Betrachtungen schicke ich hier übrigens nur in der
sicht voraus, um die anscheinend recht unbedeutenden und kleinlichen
atsachen, mit denen wir uns hier zu beschäftigen haben, von einem all-
neineren Gesichtspunkt aus zu beleuchten und ihre Bedeutung klar zu
en. Jedenfalls wird soviel einleuchten, dass die mit dem Wachsthum
bundenen Gestaltungsvorgänge im Pflanzenreich aus dem Zusammen-
ken zweier Faktoren hervorgehen, von denen der eine in der Qualität
gestaltungsfähigen organischen Materie selbst liegt, während der an-
e Faktor in der beständigen Einwirkung der überall mitwirkenden kos-
chen Kräfte oder in gelegentlichen, zufälligen Eingriffen sich darstellt.
ein der unorganischen Natur entnommenes Beispiel zur Erläuterung zu
nutzen, möchte ich daran erinnern, wie es in der physikalischen Natur
Wassers begründet ist, dass dasselbe bei niederer Temperatur in hexa-
alen Säulen fest wird. In dieser Fähigkeit spricht sich die ursprüng-
e Natur des Wassers aus; aber von zufälligen äußeren Umständen hängt
dann ab, ob diese hexagonalen Säulen unter sich zu einem soliden Eis-
mpen scheinbar ohne alle innere Struktur erstarren, oder ob unzählige,
ine hexagonale Eiskrystalle an einer Fensterscheibe in mannigfaltigsten
men sich als sogenannte Eisblumen an einander setzen, deren Wachs-
m von Verschiedenheiten der äußeren Umstände abhängt. Wie in

diesem Fall scheint auch die organisirbare Substanz der Pflanze an sich gewissen unveränderlichen Gestaltungskräften zu unterliegen, die jedoch unter dem Einfluss zufälliger äußerer Ursachen die mannigfaltigsten Combinationen und Variationen erfahren können.

Wenn ich nun zu einer etwas ausführlichen Darstellung der interessantesten hierher gehörigen Beobachtungen übergehe, so wird es sich empfehlen, dieselben in zwei Gruppen einzutheilen, von denen die erste solche Fälle umfasst, wo es sich um die Entstehung von Vegetationspunkten oder um Einwirkung auf die Organbildung an diesen handelt, wogegen eine zweite Gruppe Erscheinungen darbietet, welche durch die Einwirkung äußerer Kräfte auf das postembryonale Wachsthum hervorgerufen werden.

Äufsere Einwirkungen auf die embryonale Gestaltung. Ich möchte hier zunächst einen Fall zur Sprache bringen, wo durch die Einwirkung einer äußeren Kraft, der Gravitation, die Orte bestimmt werden, an welchen die Vegetationspunkte neuer Sprosse sich bilden.

Thladiantha dubia gehört zu den kürbisartigen Pflanzen und erzeugt an ihren sehr langen, aber sehr dünnen Wurzelfäden unterirdische Knollen von der Größe der Haselnüsse bis zu der mittelgroßer Kartoffeln. Diese Knollen sind Anschwellungen der dünnen Wurzelfäden, deren Längenwachsthum durch die Knollenbildung nicht unterbrochen wird. Man findet daher im mittleren Verlauf eines 1—2 Meter langen Wurzelfadens eine bis drei knollige Anschwellungen, deren Querschnitt ungefähr ein Quadrat mit abgestumpften Ecken darstellt; die Knollen sind also vierseitige Prismen und liegen gewöhnlich so in der Erde, dass eine der flachen Seiten aufwärts, die andere abwärts gekehrt ist. Im Herbst geht die Pflanze sammt ihren Wurzelfäden zu Grunde und nur die knolligen Anschwellungen der letzteren überdauern den Winter in der Erde. Schon im April findet man an diesen zahlreiche, an allen Seiten hervortretende, dünne Wurzelfäden und außerdem junge Sprosse von 1—2 Ctmtr. Länge, mit denen wir es hier zu thun haben. Liegt nämlich die Knolle horizontal in der Erde, so entspringen sämmtliche Sprossknospen auf der Oberseite, ist dagegen das akroskope (nach der Wurzelspitze hin gerichtete) Ende der Knolle aufwärts gerichtet, so stehen sie sämmtlich an diesem rings um den Punkt herum, aus welchem der Wurzelfaden weiter gewachsen ist. Diese Thatsache ließ mir keinen Zweifel, dass es sich hier um eine Einwirkung der Gravitation auf die Entstehung der Sprossvegetationspunkte handelt, denn das Licht war bei dem unterirdischen Aufenthalt der Objekte ausgeschlossen. Es muss jedoch noch erwähnt werden, dass auf alle Fälle die aus der Knolle entstehenden Sprossknospen an dem akroskopen Ende derselben sich zusammendrängen. Eine größere Zahl von Vegetationsversuchen [1]), welche ich mit den Knollen der Thladiantha dubia anstellte, ergaben nun mit Bestimmtheit das Resultat, dass die Sprossknospen ausschließlich an der während

ihrer Entstehung oben (zenithwärts) liegenden Seite der Knolle sich bilden und dass außerdem vermöge einer inneren Disposition das akroskope Ende der Knolle bei der Knospenbildung bevorzugt ist. Es wirken hier also zwei verschiedene Ursachen zusammen, welche den Entstehungsort der adventiven Sprossvegetationspunkte bestimmen: innere Ursachen bewirken, dass das nach der Wurzelspitze hinliegende Ende der Knolle vorwiegend zur Knospenbildung geeignet ist, während gleichzeitig die Einwirkung der Schwere es bedingt, dass die Knospen auf der vom Erdcentrum abgewendeten Seite der Knolle entstehen.

Nicht minder lehrreich sind meine Beobachtungen an der Gattung Opuntia, welche zu den bekanntesten Cactusformen gehört. Bei Opuntia ficus Indica und crassa, mit denen ich experimentirte, besteht der oberirdische Vegetationskörper aus länglich-scheibenförmigen Gliedern der Sprossaxe, an denen die Orte der unterdrückten Blattbildung nur durch Stachelbüschel angedeutet sind. Unter normalen Vegetationsverhältnissen entspringen neue, scheibenförmige Glieder vorwiegend aus dem Gipfel des jedesmal obersten Gliedes und vorwiegend aus den Rändern oder Kanten der Glieder, wobei aber immer die nach oben gekehrten Kanten bevorzugt sind; es ist leicht zu sehen, dass in der Pflanze ein Drang vorhanden ist, der das Austreten neuer Sprossungen nach oben hinlenkt und zugleich die schmalen Kanten der flachen Glieder bevorzugt; nur äußerst selten kommt ein neuer Spross auf der flachen, breiten Seite eines alten Gliedes zum Vorschein. — Die Tendenz, neue Sprossungen vorwiegend an den Gipfeltheilen der älteren austreten zu lassen, ist ja überhaupt bei Pflanzen sehr verbreitet, in unserem Falle aber lehrt das Experiment, dass sie eine Wirkung der Schwerkraft ist. Zunächst hat man in Gärten, wo Opuntien kultivirt werden, nicht selten Gelegenheit, den durch unsere Fig. 337 dargestellten Fall zu beobachten. Diese Figur zeigt ein sehr großes Sprossglied unserer Pflanze *I*, welches in gewohnter Weise an der rechten und linken Kante die mit *II* bezeichneten Seitenglieder erzeugt hat. Zufällig hatte sich nun nach Entstehung der letzteren das Glied *I* mit seinem Gipfeltheile übergeneigt, so dass die eine flache Seite desselben abwärts, die andere fast horizontal aufwärts gekehrt war. Als nun im nächsten Frühjahr die Aussprossung neuer Glieder begann, erschienen dieselben nicht genau an den Kanten von *I*, sondern vielmehr an der aufwärts gekehrten Fläche des Gliedes, jedoch noch immer nahe an den beiden Rändern desselben, wie die mit *III* bezeichneten Theile unserer Figur zeigen. Erst in dem darauf folgenden Jahre entstand nun ein weiterer Spross *IV* ganz unabhängig von den beiden Seitenkanten in der aufwärts gekehrten Fläche des mütterlichen Gliedes. — Es bedurfte also zweier Jahre, um die Tendenz der Sprossbildung nach den Kanten hin durch die Einwirkung der Schwere und vielleicht unter Mitwirkung des Lichtes zu überwinden, so dass der Spross *IV* mitten auf der Oberseite des horizontalen Theiles von *I* entstehen konnte.

In wie hohem Grade aber die Gestaltungsverhältnisse dieser Pflanze äußeren Einwirkungen unterliegen, leuchtet erst ein, wenn man weiß, dass die zweikantige, flache Form der Sprossglieder ihrerseits eine Wirkung der Beleuchtung ist, denn nur unter dem Einfluss des Lichtes nehmen die Opuntienglieder diese flache, zweikantige Form an, wogegen sie im Finstern wachsend mehr oder weniger cylindrisch oder prismatisch werden: dass also die normalen Aussprossungen aus den Kanten hervortreten, ist eine

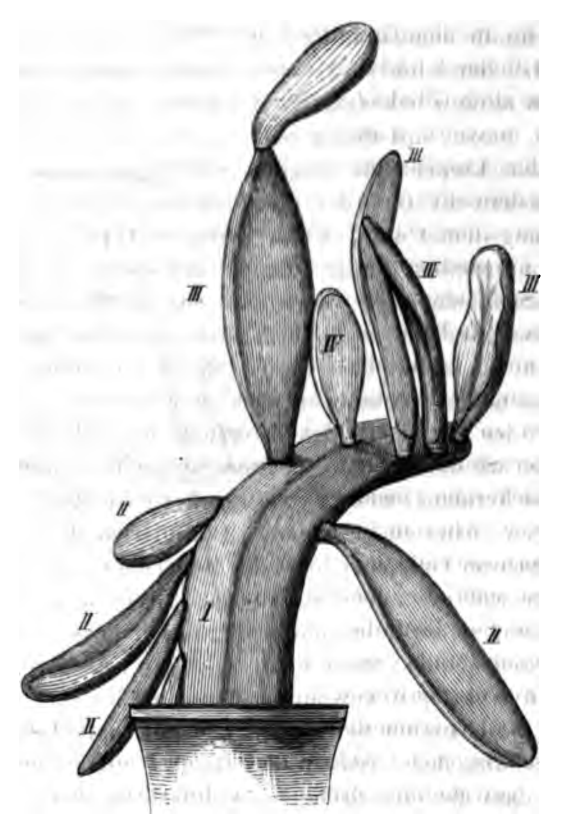


Fig. 337. Opuntia Ficus indica.

mittelbare Folge der Lichtwirkung, dass sie vorwiegend aufwärts an den vorhandenen Gliedern entstehen, ist eine unmittelbare Wirkung der Schwere, welche ihrerseits den vorausgehenden Einfluss der Lichtwirkung überwiegen kann, wenn das die neuen Sprosse erzeugende Glied die geeignete Lage einnimmt. — Dass es sich bei den Entstehungsorten neuer Vegetationspunkte wirklich um den Einfluss der Schwere handelt, davon kann man sich auch durch einen Versuch, wie ihn unsere Fig. 338 darstellt, überzeugen: eine schon aus den Gliedern *I*, *II*, *III* bestehende Pflanze, welche im Topf *c* erwachsen war, wurde in umgekehrter Lage auf ein

eisernes Gestell *a* so gestellt, dass die Pflanze abwärts, der Topf *c* aufwärts gerichtet war, wobei das Herausfallen der Erde durch Einschiebung des halbirten Deckels *b* verhindert wurde. Der Versuch begann unmittelbar, nachdem am Gipfel der Pflanze ein neuer Vegetationspunkt sich gebildet hatte, dann aber weggeschnitten worden war. In den nächsten Wochen entstanden nun fünf neue Vegetationspunkte, aus denen sich die in unserer Figur mit 1—5 bezeichneten Sprosse entwickelten. Die Entstehung der Sprosse 1, 2, 3 aus den Gliedern *II* und *III* hat nun gerade nichts Überraschendes, da sie an dem Gipfeltheil der Pflanze entspringen. Dass aber gleichzeitig die Glieder 4 und 5 aus dem basalen alten Gliede *I* entstanden sind, beweist, dass hier in Folge der Umkehrung eine Einwirkung der Gravitation stattgefunden hat: die früher nach dem Gipfel hin strömenden sprossbildenden Stoffe sind nunmehr wenigstens zum Theil in den Gliedern *II* und *I* nach aufwärts zurückgegangen, um die Sprosse 4 und 5 zu erzeugen, was bei normaler Stellung unserer Pflanze sicherlich nicht geschehen wäre. — Aber nicht bloß die Ursprungsorte der Sprosse, sondern auch die der Wurzeln werden bei Opuntia durch äußere Kräfte und vorwiegend wohl durch die Schwerkraft bestimmt. Bei Experimenten, welche darüber belehren sollen, treten aber Hindernisse entgegen, welche daraus entspringen, dass die Pflanze vorher in ihrer gewohnten normalen Stellung vegetirte, wodurch eine starke Prädisposition erzeugt wurde. Schneidet man kräftige Opuntienglieder ab, setzt dieselben mit ihrem basalen Ende in die Erde eines Topfes und lässt man sie sodann in derselben Stellung wie bei Fig. 338, so treten aus dem basalen, aber nunmehr aufwärts gekehrten Ende der Glieder binnen wenigen Wochen kräftige und vielfach verzweigte Wurzeln hervor, welche die Erde des Topfes erfüllen. Darin spricht sich die Tendenz aus, die wurzelbildende Substanz nach dem basalen Ende hinzutreiben, selbst dann, wenn dieses aufwärts gekehrt ist, wobei jedoch die das basale Ende umgebende Feuchtigkeit und Dunkelheit als begünstigende Momente mitwirken. Setzt man nun aber abgeschnittene Opuntienglieder mit ihrem **Scheitelende**, nachdem man ein Stück desselben quer abgeschnitten hat

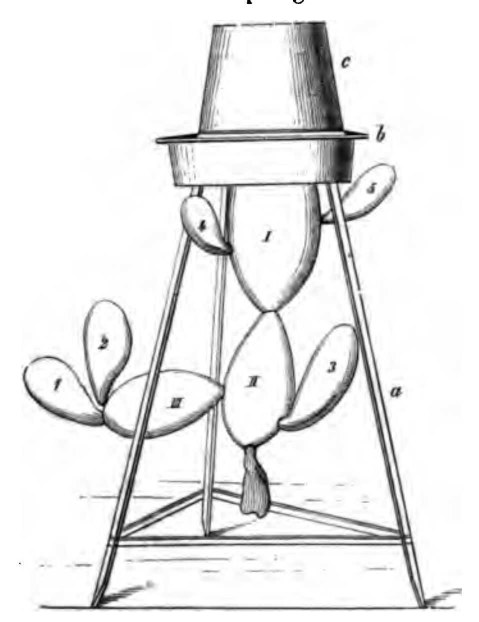


Fig. 338. Opuntia Ficus indica.

in Erde, so zwar, dass das basale Ende wieder aufwärts gekehrt ist, aber in die Luft hinaufragt, so vergehen 2—5 Monate, bis aus dem Scheitelende des Sprossgliedes einige Wurzeln hervortreten, in diesem Falle also abwärts gerichtet. Man kann sich den Erfolg dieser Experimente durch die Annahme erklären, dass in den Sprossgliedern der Opuntien wurzelbildende Substanz vorhanden ist, die aber bei der normalen Stellung der Pflanze immer nach der basalen Richtung hin sich zu bewegen sucht, um das unterirdische Wurzelsystem der Pflanze zu verstärken. Dadurch wird im Gewebe der Sprossglieder eine Prädisposition erzeugt, welche die Bewegung der wurzelbildenden Substanz nach der Basis hin erleichtert, woraus sich erklärt, dass auch an umgekehrten, aber mit der Basis eingepflanzten Sprossgliedern neue Wurzeln am basalen Ende rasch und kräftig entstehen. Wird dagegen das Gipfelende der Sprossglieder eingepflanzt und zugleich abwärts gekehrt, so bedarf es langer Zeit, bis die wurzelbildende Substanz der früheren Prädisposition gegenüber im Stande ist, der Schwerkraft folgend am Scheitelende in Form von Wurzeln hervorzutreten; dass dies in unserem Falle überhaupt geschieht, wird wesentlich noch durch die die Wurzelbildung begünstigende Einwirkung von Dunkelheit und Feuchtigkeit am eingepflanzten Gipfelende mitbedingt.

Im Grunde haben wir es bei den zuletzt genannten Versuchen mit der *Reproduktion von Organen an abgeschnittenen Pflanzentheilen* zu thun, über welche seit langer Zeit zahlreiche Erfahrungen vorliegen, die durch Voechting neuerlich näher untersucht, aber zum Theil falsch gedeutet worden sind. [2]) Die gärtnerische Praxis kennt seit alter Zeit die Thatsache, dass man aus abgeschnittenen, selbst kleineren Stücken von Pflanzen im Stande ist, neue Pflanzen zu gewinnen, weil sich an jenen Wurzeln und Sprossknospen bilden. Gewöhnlich legt man zu diesem Zweck die abgeschnittenen Stücke in feuchten Sand oder in Erde; für wissenschaftliche Zwecke ist es jedoch oft besser, wie es Voechting gethan hat, die abgeschnittenen Theile in feuchter Luft aufzuhängen, um so gleichartige und dem Wachsthum günstige Umgebung zu erzielen. Hängt man nun abgeschnittene Sprossaxentheile holziger oder krautiger Pflanzen in horizontaler oder verticaler Lage auf, so zeigt sich im Allgemeinen, dass aus dem basalen Ende derselben Wurzeln, aus dem akroskopen oder Gipfelende (von welchem jedoch der eigentliche Gipfel abgeschnitten ist) Sprossknospen entstehen. Umgekehrt ist das Verhalten im Allgemeinen bei der Regeneration abgeschnittener Wurzelstücke: hier herrscht die Tendenz, am basalen Ende Sprossknospen und dagegen am akropetalen (dem Vegetationspunkt zugekehrten Ende) Wurzeln zu erzeugen, und endlich: macht man dieselben Versuche mit abgeschnittenen Blättern, so entstehen an der Basis des abgeschnittenen Blattstieles Knospen und Wurzeln, erstere im Allgemeinen aufwärts, letztere abwärts gekehrt. Voechting hat nun die zahlreichen von

n in dieser Richtung angestellten Versuche unter einen allgemeinen
usdruck zu bringen gesucht, wobei es sich überall um einen Unterschied
n, wie er es nennt, Spitze und Basis der regenerationsfähigen Stücke
ndeln soll. Es ist aber leicht ersichtlich, dass in diesem Sinne die soeben
rz angeführten Thatsachen eine Zusammenfassung überhaupt nicht zu-
sen. Dagegen kann man meiner Ansicht nach leicht ins Reine kommen,
nn man, von nahe liegenden Annahmen ausgehend, sofort die wirkenden
sachen ins Auge fasst, welche es bestimmen, dass Wurzeln und Sprosse
abgeschnittenen Pflanzentheilen an bestimmten Orten entstehen müssen;
kommen dabei nämlich, wie ich in meinen Abhandlungen über »Stoff
d Form der Pflanzentheile« ausführlich klar gemacht habe[3]), zwei ge-
hnlich zusammenwirkende Ursachen in Betracht: einerseits nämlich ist
beachten, dass die organbildenden Stoffe (abgesehen von den Keimungs-
ständen, wo sie aus den Reservestoffbehältern hervorgehen) in den Laub-
ttern durch Assimilation entstehen und von dort aus in die übrigen
lanzentheile hinwandern. So lange eine kräftige Hauptknospe des Sprosses
rhanden ist, wandern in diese vorwiegend zur Sprossbildung geeignete
offmischungen von den Blättern her ein, wogegen die zur Wurzelbildung
fähigten Substanzen in der entgegengesetzten Richtung zu den schon vor-
ndenen Wurzeln hinfließen. Wird nun also ein Stück der Sprossaxe ab-
chnitten und in feuchter, warmer Umgebung gehalten, so werden die
rin bereits vorhandenen zur Sprossbildung geeigneten Stoffe so wie bis-
r in akropetaler Richtung sich bewegen, die wurzelbildenden dagegen in
sipetaler, d. h. die Sprossknospen werden an einem abgeschnittenen
ngelstück am Gipfelende, die jungen Wurzeln am basalen Ende zum
rschein kommen. Gerade umgekehrt muss es aber bei der Regeneration
einem abgeschnittenen Stück einer älteren Wurzel vor sich gehen: da
dieser die wurzelbildende Substanz nach der Spitze hin beständig in
wegung ist, so werden die durch Regeneration entstehenden Wurzeln
akropetalen Ende entstehen, und wenn überhaupt knospenbildende Sub-
nz in die Wurzeln gelangt war, so kann dieselbe am basalen Ende des
rzelstückes hervortreten, wenn die zweite, nachher zu nennende äußere
sache mitwirkt. Dass nun an einem abgeschnittenen Blatt sowohl Wur-
n wie Sprossknospen am basalen Ende erscheinen, erklärt sich nach
ser Auffassung einfach dahin, dass eben während der Assimilations-
tigkeit des Blattes und seiner normalen Funktion entsprechend sowohl
oss- als wurzelbildende Substanzen aus dem Blatt durch den Stiel in
Sprossaxe beständig übertreten. Ist nun der Stiel abgeschnitten, so
t diese herkömmliche Bewegung nicht weiter, sie wird wie überhaupt
abgeschnittenen Stücken an der Schnittfläche gewissermaßen gehemmt
d sowohl Knospen wie Wurzeln werden neben der Schnittfläche aus dem
ttstiel hervorwachsen. Diese Betrachtungen zeigen also, dass in der
ganisation und Lebensthätigkeit der Pflanze selbst wirkende Ursachen

gegeben sind, durch welche die Entstehungsorte neuer Wurzeln und Spros
bestimmt werden.

Eine zweite Ursache jedoch ist uns in den vorhin genannten Beispiel
schon bekannt geworden; es ist die Einwirkung der Schwerkraft, welch
soweit wir bis jetzt unterrichtet sind, bei verschiedenen Pflanzen mit sel
verschiedenem Erfolg dahin wirkt, dass neue Sprossknospen an den au
wärts gerichteten Enden abgeschnittener Theile, neue Wurzeln an den al
wärts gerichteten leichter entstehen. Lässt man nun ein abgeschnitten
Stück einer Sprossaxe mit seinem basalen Ende abwärts in feuchter Lu
hängen, so wirken zwei Ursachen zusammen, dass an ihm Wurzeln, a
oberen und zugleich akropetalen Ende Sprosse entstehen. Giebt man de
abgeschnittenen Stück jedoch die umgekehrte Lage mit dem akropetale
Ende abwärts, so müssen die beiden genannten Ursachen im entgegenge
setzten Sinne wirken: die innere Disposition bedingt in diesem Fall
Knospenbildung am akropetalen, aber unteren Ende, wogegen der Einfluss
der Schwerkraft dahin strebt, die wurzelbildende Substanz sozusagen ab-
wärts zu ziehen, die sprossbildende gewissermaßen aufwärts zu stoßen,
also die entgegengesetzte Stellung der neuen Organe hervorzurufen. Es
hängt nun ganz und gar von der Reaktionsfähigkeit der betreffenden Pflan-
zen ab, ob und in welchem Grade es dem Einfluss der Schwerkraft gelingt,
trotz der inneren Disposition die ihr entsprechende Stellung der neuen Or-
gane zu bewirken.

Da nun also, wie schon VOECHTING zum Theil gefunden hatte und aus
meinen an Thladiantha und Opuntia gemachten Versuchen bestimmt her-
vorgeht, die Schwere dahin wirkt, die wurzelbildenden Substanzen ab-
wärts, die sprossbildenden aufwärts zu bewegen, so müssen wir annehmen,
dass dies nicht bloß an abgeschnittenen Stücken der Fall ist, sondern auch
bei ganzen, lebenden, eingewurzelten Pflanzen; in diesem Falle aber wirkt
die innere Disposition und der Einfluss der Schwere in gleichem Sinne,
wenigstens dann, wenn es sich um Pflanzen mit aufrechtem Stamm und
abwärts gekehrtem Wurzelsystem handelt. Dementsprechend aber ist es
auch gewöhnlich, dass bei horizontal kriechenden oder kletternden Sprossen
Bewurzlung auf der Unterseite der Sprossaxe fortschreitend hinter der
Sprossknospe stattfindet, und in solchen Fällen wirkt nachweislich auch die
Beleuchtung der Rückenseite des Sprosses, dass die Wurzeln ausschließlich
auf der Bauch- oder Schattenseite zum Vorschein kommen.

Belehrende Beispiele dafür, dass das Licht in vielen Fällen die Ent-
stehung von Wurzelvegetationspunkten aus Sprossaxen auf der direkt be-
leuchteten Seite hindert, so dass jene nur auf der Schattenseite zum Vor-
schein kommen, bieten zunächst die Laubsprosse des Epheus dar.[4]) Wenn
dieselben an einer Mauer oder an einem Baumstamm emporklettern, so
entstehen die zum Klettern nöthigen Haftwurzeln ausschließlich auf der
dem festen Substrat zugekehrten Seite; die wirkende Ursache davon liegt

aber in diesem Fall nicht etwa in der Berührung oder dem Druck, den diese Seite der Sprossaxe erfährt, sondern darin, dass sie vom Licht abgekehrt ist. Dies lehren ohne Weiteres die horizontal schwebenden Sprosse des Epheus, bei denen sich die Haftwurzeln immer nur auf der vom Licht abgekehrten Unterseite bilden. Aber noch mehr: man kann auf experimentellem Wege Epheusprosse veranlassen, auf ihrer bisherigen Licht- oder Rückenseite Luftwurzeln zu bilden, wenn man sie auf ihrer bisherigen Bauch- oder Schattenseite längere Zeit beleuchtet. Fig. 339 versinnlicht dieses Verhalten an einem Epheuspross, dessen unteres Ende in einem Blumentopf eingewurzelt und an einem Stab senkrecht befestigt war. Die Pfeile geben die Richtung der Lichtstrahlen an. In *A* haben wir den oberen Theil des Sprosses mit seiner bisherigen Rückenseite dem Licht zugekehrt und nur auf der vom Licht abgewandten Seite Wurzeln tragend, zugleich zeigt die Sprossaxe eine negativ heliotropische Krümmung nach der Schattenseite hin. Ein Spross wurde nun sammt einem Topf am Fenster so gedreht, dass seine bisherige Wurzelseite dem Licht zugekehrt war. Der Spross machte nun zunächst die in *C* dargestellte, der vorigen entgegengesetzte heliotropische Krümmung, um fortan horizontal weiter zu wachsen; dabei entstanden nun neue Gruppen von Luftwurzeln auf der nunmehr horizontalen und zugleich beschatteten früheren Licht- oder Rückenseite. Bei manchen anderen dorsiventralen Sprossen ist freilich diese Umkehrung von Bauch- und Rückenseite nicht so leicht wie bei dem Epheu, wie denn überhaupt alle hier behandelten Einwirkungen äußerer Kräfte von einer specifischen Reaktionsfähigkeit der betreffenden Pflanzen abhängig sind.

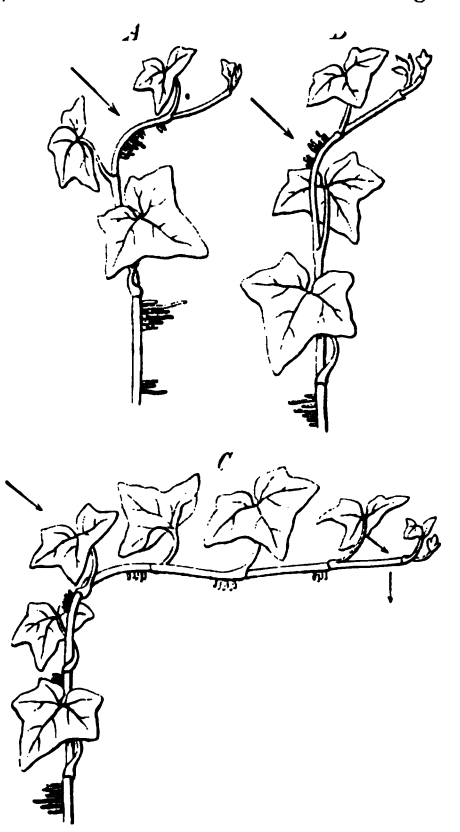


Fig. 339. Epheusprosse (Hedera Helix): *A* seit mehreren Tagen von der Rückenseite, *B* ebenso von der Bauchseite her beleuchtet; *C* ein späterer aus *B* hervorgegangener Zustand.

Ein anderes dem Epheu in dieser Beziehung ähnliches Objekt fand Vöchting in den breiten, zweiflügeligen, blattlosen Sprossaxen einer cactusartigen Pflanze, des Lepismium radicans, bei welchem ebenfalls jede der

beiden flachen Seiten im Stande ist, Wurzeln zu erzeugen, aber nur dann wenn sie von der Lichtquelle abgewendet ist.

Dass Wurzelbildung aus Sprossaxen überhaupt durch Verdunklung derselben auch an Orten stattfinden kann, wo sonst keine Wurzeln entstehen, dafür habe ich bereits 1863 verschiedene Beispiele beschrieben[5]) hier möchte ich jedoch vorwiegend auf Tropaeolum maius (spanische Kresse) hinweisen: biegt man einen der langen, dünnen Laubsprosse etwa in eine Vertiefung der benachbarten Gartenerde hinab, ohne ihn abzuschneiden und zwar so, dass ein etwa 10—12 Ctmtr. langes Gipfelstück des Sprosses vertical aufgerichtet bleibt und mit feuchter Erde umgeben werden kann, so entstehen nach wenigen Tagen an dem verticalen Stück der Sprossaxe ringsum neue Wurzeln, während das ältere horizontal liegende Stück derselben Sprossaxe ebenfalls mit Erde bedeckt ausschließlich auf seiner Unterseite Wurzeln bildet. Dieser Versuch zeigt nicht nur, dass der Abschluss vom Licht überhaupt Wurzelbildung an der Sprossaxe hervorruft, sondern es kommt zugleich die Wirkung der Schwere hier sehr deutlich zum Vorschein; die horizontal liegende Sprossaxe bildet nur auf der Unterseite Wurzeln, die vertical aufgerichtete auf allen Seiten. Allerdings wird bei dieser Versuchsanstellung das Wachsthum der neuen Wurzeln durch die Feuchtigkeit der umgebenden Erde begünstigt. Darin liegt aber keineswegs die Ursache ihrer ersten Entstehung, denn man erhält dasselbe Resultat, wenn man einen Laubspross von Trapaeolum in den finsteren Raum eines undurchsichtigen Kastens einleitet, ohne ihn von seiner Mutterpflanze zu trennen, nur bleiben in diesem Fall die neu angelegten Wurzeln sehr kurz, wenn nicht etwa die Luft im Kasten künstlich feucht erhalten wird.

In diesen Fällen handelt es sich um die Entstehung neuer Vegetationspunkte von Wurzeln in Sprossaxen; in vielen Fällen können nun Wurzeln im durchscheinenden Gewebe oberirdischer Sprossaxen, also unter dem Einfluss von wenn auch schwächerem Licht, welches bis zu ihren Bildungsorten vordringt, entstehen. So findet man an den auf der Erde hinlaufenden oder kletternden Sprossen der Kürbispflanze rechts und links neben jedem Blatt eine Wurzelanlage, ebenso an den bis 10 oder 12 Ctmtr. über der Erdoberfläche befindlichen Theilen des aufrechten Stammes der Maispflanze, wo die Wurzeln in großer Zahl oberhalb der Blattinsertionen kranzartig hervordringen. In beiden Fällen bleiben sie jedoch kurz, es genügt aber, die betreffenden Theile zu verdunkeln, damit sie sich verlängern; freilich findet dies viel energischer statt, wenn die umgebende Luft feucht ist, oder am besten, wenn man die betreffenden Stammtheile mit Erde umgiebt, wodurch sie zugleich verdunkelt und feucht gehalten werden.

Noch viel ausgiebiger als bei den hochorganisirten Gefäßpflanzen ist die Einwirkung der Schwere und noch mehr des Lichtes auf die Organbildung bei den Muscineen und anderen einfacher gebauten Pflanzen. Da man hier im Stande ist, schon die allereinfachsten Keimungszustände, wie

sie aus den Sporen oder Brutknospen hervorgehen, einer bestimmten Einwirkung äußerer Kräfte auszusetzen, so beginnt die letztere, noch bevor die Pflanze Zeit hatte, in einer dem Beobachter unbekannten Weise sich zu organisiren. So gelingt es denn, Pflanzen dieser Kategorie so wachsen zu lassen, dass man im Voraus und willkürlich die Anordnung der Organe unter sich und gegenüber äußeren Einwirkungen bestimmen kann. Einen der interessantesten, hierher gehörigen Fälle hat zuerst LEITGEB[6]) in den Prothallien oder Vorkeimen der Farnkräuter beschrieben. Wie dem Leser schon aus Früherem (pag. 39) bekannt ist, entsteht aus der keimenden Spore eines Farnkrautes nicht sofort wieder ein Farnkraut, sondern zunächst ein Pflänzchen ganz anderer Form, das Prothallium: die keimende Spore bildet zunächst einen durch Querwände gegliederten Keimfaden, der sich später vorn verbreitert und schließlich in eine sehr dünne, blattähnliche, flache Lamelle auswächst, die vorn tief eingebuchtet nur aus einer einzigen Schicht chlorophyllhaltiger Zellen besteht, in der Mitte hinter dem Vegetationspunkt jedoch später ein mehrschichtiges Polster erzeugt, aus welchem die weiblichen Geschlechtsorgane oder die Archegonien in größerer Zahl entstehen, wogegen im hinteren Theil der Scheibe oder an den Rändern derselben männliche Befruchtungsorgane, Antheridien, entstehen. Schon vorher wachsen zahlreiche Zellen am hinteren Theil des Prothalliums zu langen Wurzelschläuchen aus. — Dieses ganze Gebilde ist nun im ausgeprägtesten Sinne dorsiventral: Wurzelschläuche, Antheridien und Archegonien entspringen ausschließlich auf der Unterseite, wenn das Prothallium auf einem horizontalen Substrat wächst und in gewohnter Weise von oben beleuchtet wird. LEITGEB hat nun gezeigt, dass die Dorsiventralität als solche in diesem Falle eine Lichtwirkung ist und an den wachsenden Theilen des Prothalliums nach Belieben umgekehrt werden kann, wenn man die bisherige Schattenseite beleuchtet, wobei sich die Geschlechtsorgane immer auf der beschatteten Seite bilden. Sehr schön bewies

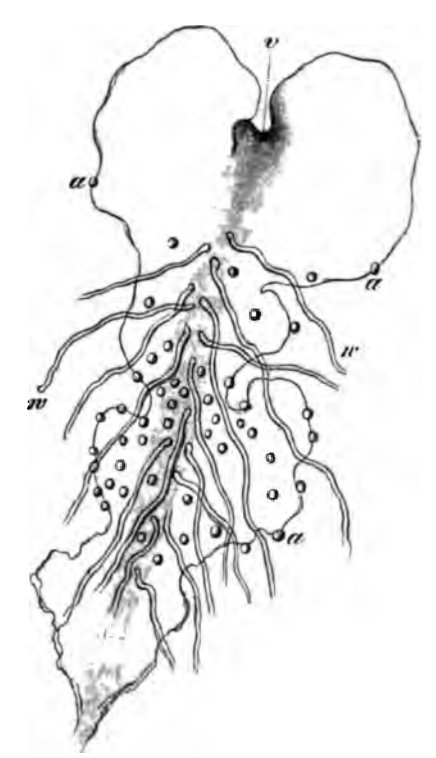


Fig. 340. Vorkeim (Prothallium) eines Farnkrautes (Osmunda regalis) von der Unterseite gesehen; *a* die Antheridien; *w* Wurzelschläuche; *v* der Vegetationspunkt (vergr.).

Leitgeb diese hochwichtige Thatsache, indem er die Sporen eines auch so
an sehr feuchten Orten wachsenden Farnkrautes Ceratopteris thalictroid
auf die Oberfläche einer klaren Nährstofflösung aussäete, wo sie schwi
mende Prothallien erzeugen. Ist die Aussaat von oben beleuchtet, so e
stehen die Archegonien und Wurzelschläuche auf der Unterseite, die le
teren auch aus den Rändern und wachsen beide in die Flüssigkeit hina
erfolgt aber die Beleuchtung von unten, so wachsen die Prothallien in d
Flüssigkeit hinein, krümmen sich aber, sobald sie die eigentliche Fläche
entwickeln beginnen, so dass die letztere rechtwinklig zum einfallend
Licht gekehrt ist: Dabei sind beide Oberflächen der Gewebeplatte i
Wasser und doch entwickeln sich die Archegonien und Wurzeln nur an d
vom Licht abgekehrten Seite. Prantl hat diese Versuche mit Prothallie
auf andere Species ausgedehnt und mannigfach variirt, worauf ich jedoc
hier im Einzelnen nicht näher eingehen kann. Nur einen Punkt will ic
hier hervorheben, dass nämlich nicht bloß die Dorsiventralität, sonder
auch die Ausbreitung in eine bilaterale, dünne Gewebeplatte durch da
Licht bestimmt wird und dass sich die solcherart vom Licht hervorgerufen
bilaterale und dorsiventrale Pflanze mit ihrer Fläche auch rechtwinkli
gegen das einfallende Licht stellt.

Ganz ähnlich wie die Prothallien verhalten sich nun auch die aus flachen Sprossen bestehenden Lebermoose: auch bei ihnen wird, wie zum Theil Mirbel an Marchantia in den 30er Jahren gezeigt hat[7], die dorsiventrale Organisation und bilaterale Ausbreitung durch das Licht hervorgerufen. Die Keimung der Sporen von Marchantia verläuft ganz ähnlich wie die vorhin beschriebene der Farnkräuter und säet man sie auf die Oberfläche von Erde oder feuchtem Torf und sorgt man dafür, dass sie nur von einer Seite her beleuchtet werden, so findet man, dass die jungen, ungefähr herzförmigen Pflänzchen ihre Flächen sämmtlich rechtwinklig zur Richtung des einfallenden Lichtes ausbreiten, obgleich ihre Wachsthumsaxen die verschiedensten Stellungen einnehmen können. Die Wurzelhaare erscheinen ausschließlich auf der Schattenseite, die Spaltöffnungen nur auf der Oberseite. Noch leichter ist es, die Brutknospen der Marchantia zu derartigen Versuchen zu verwenden, z. B. in der Art, dass man dieselben auf einer wässerigen Nährstofflösung schwimmen lässt, welche sich in einem durchsichtigen Glasgefäß befindet; beleuchtet man mittels eines großen Spiegels das Wasser von unten her, wobei man jedoch sehr kräftiges Licht verwenden muss, während man die Oberseite des Gefäßes mit einem undurchsichtigen Recipienten bedeckt, so wachsen die Brutknospen in gewohnter Weise aus, erzeugen breite, bandartige Sprosse, welche auf der Wasserfläche schwimmend ihre Wurzelhaare vorwiegend nach oben hin vom Licht weg, ihre Spaltöffnungen aber auf der Unterseite dem Licht zugekehrt bilden. Die ganze Bedeutung dieser Wirkung des Lichtes wird man jedoch erst dann ermessen, wenn man bei Betrachtung unserer Fig. 341,

welche ein Stück vom Querschnitt am Rande eines Sprosses darstellt, beachtet, dass es sich hier um ein aus mehreren Zellenschichten bestehendes Gebilde handelt, dessen Wachsthumsverhältnisse sehr complicirt sind und dass die ganze durch unsere Figur nur in ihren rohesten Zügen dargestellte Organisation durch den Einfluss des Lichtes in eine völlig umgekehrte Lage gebracht werden kann: man denke sich z. B. unsere Fig. 341 von unten her

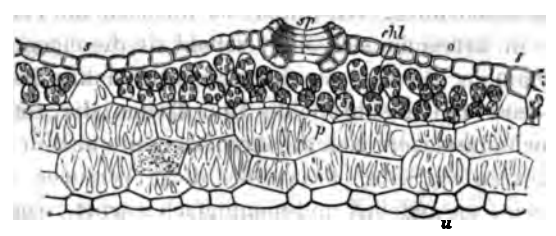


Fig. 341. Verticaler Querschnitt durch einen Seitentheil eines flachen Sprosses von Marchantia polymorpha. — *o* obere Epidermis, *u* die untere; *p* farbloses Parenchym der Unterseite; *chl* die chlorophyllhaltigen Assimilationszellen; *sp* Spaltöffnung; *s s* Grenze zwischen zwei Areolen.

beleuchtet, so müsste man das Bild selbst vollständig umkehren, d. h. die mit *o* bezeichnete Seite würde zur Unterseite werden. Nebenbei ist übrigens noch zu erwähnen, dass der Marchantienspross neben seiner Mittellinie auf der Unter- oder Schattenseite zwei Reihen hautähnlicher Blätter und sehr zahlreiche Wurzelschläuche erzeugt. Dass es gelingt, diese Sprosse bei andauernder einseitiger Beleuchtung willkürlich so zu bilden, dass ihre organische Lichtseite nach unten oder oben, nach vorn oder hinten gekehrt ist, verdankt man vorwiegend dem Umstand, dass weder die Sporen

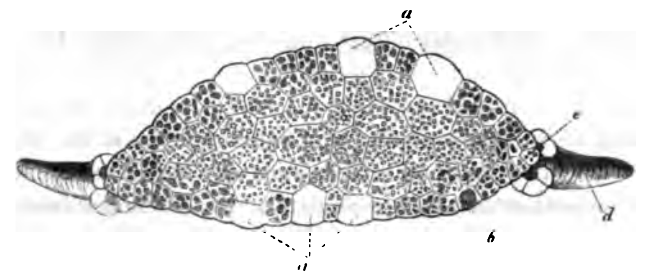


Fig. 342. Senkrecht gegen die Fläche und durch die beiden Vegetationspunkte geführter Schnitt aus einer reifen Brutknospe von Marchantia polymorpha; *a* die hyalinen zu Wurzelhaaren anwachsenden Zellen, *b* mit eigenthümlichem Inhalt erfüllte Zelle; *d* die Flügel der Buchten, in welchen die Vegetationspunkte *e* liegen. Vergrößerung 165/1

noch die Brutknospen, aus denen die Sprosse entstehen, dorsiventral differenzirt sind. So kann also gleich mit dem Beginn des Wachsthums der neuen Sprosse die Einwirkung des Lichtes auf dieselben zur Geltung kommen, ohne durch vorausgehende Einflüsse verändert zu werden. In dieser Beziehung sind die Brutknospen der Marchantia bereits näher untersucht: sie entstehen in becherförmigen, kleinen Behältern auf der Lichtseite älterer Sprosse aus Papillen und stellen später ungefähr linsenförmige Körper dar,

deren beide convexe Seiten vollkommen gleichartig organisirt und in ganz gleichem Grade gegen äußere Einwirkungen empfindlich sind. Wie der Querschnitt durch eine derartige Brutknospe Fig. 342 zeigt, sind gewisse Zellen *a* auf beiden convexen Seiten vorhanden, welche dazu bestimmt sind, je nach Umständen in Wurzelhaare auszuwachsen. Sind beide Flächen der Brutknospe gleichartig beleuchtet, so wachsen diejenigen aus, welche dem Einfluss der Schwere direkt folgen können, d. h. diejenigen der Unterseite, wogegen die der Oberseite am Auswachsen gehindert werden. Kräftiger als der Einfluss der Schwere ist aber der des Lichtes, denn wird, wie ZIMMERMANN gezeigt hat[8]), die Unterfläche beleuchtet, so wachsen vorwiegend die Wurzeln der beschatteten Oberseite aus.

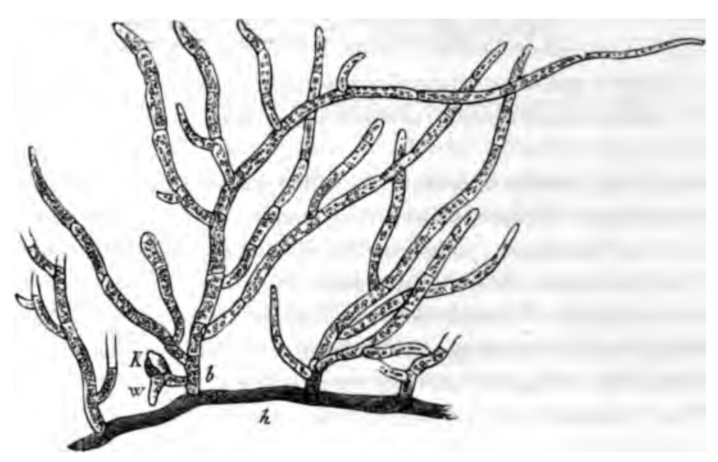


Fig. 343. Protonema von Funaria hygrometrica. — *h* ein kriechender Hauptspross, aus welchem die chlorophyllreichen, zweiseitig verzweigten Seitensprosse entspringen; *K* eine Moosknospe, *w* deren erste Wurzel.

Wie die flache Ausbreitung eines aus continuirlichem Gewebe bestehenden Marchantiasprosses kann aber auch ein aus einfachen Zellfäden bestehendes Verzweigungssystem sich dem Licht gegenüber verhalten. Säet man die Sporen eines unserer gemeinsten Laubmoose, der Funaria hygrometrica, auf ein ziegelförmiges Stück feuchten Torfes, welches künstlich mit Nährstoffen durchtränkt ist, und sorgt man, dass das Licht Wochen und Monate lang immer nur von derselben Seite her einfällt, so entwickelt sich aus den Sporen das schon früher (pag. 38) beschriebene Protonema Fig. 343, dessen primäre Sprossfäden wie Rhizome nach unten Wurzeln treibend auf dem Torf hinkriechen, auf ihrer Oberseite aufrecht wachsende chlorophyllhaltige Zweigfäden bilden, aus denen wieder secundäre und tertiäre Seitensprosse entstehen. Es zeigt sich nun, dass diese aufrechten Verzweigungssysteme sich in einer zum einfallenden Licht rechtwinklig stehenden Ebene ausbreiten und ich habe mich sorgfältig davon überzeugt, dass dies nicht etwa durch bloß heliotropische Krümmungen und Torsionen veranlasst

rird; sondern die zweireihig angeordneten Aussprossungen treten genau echts und links aus ihren Mutteraxen hervor, d. h. mit anderen Worten: as Licht bewirkt in diesem Fall, dass die Vegetationspunkte der Seitenprosse nur auf den Flanken der Muttersprosse entspringen, wenn diese beständig von einer Seite her beleuchtet sind[9]). Denkt man sich nun, dass lie Seitensprosse, welche aus dem Faden *b* unserer Figur entspringen, so dicht über einander stehen, dass sie sich überall berühren, so bekommen wir eine blattähnliche Gewebefläche, die also rechtwinklig zum einfallenden Licht sich gebildet hätte. So ist es aber thatsächlich bei den flachen Sprossen von Marchantia und sogar bei denen der Opuntien, die im Finstern schmal, fadenförmig werden, bei kräftiger, einseitiger Beleuchtung dagegen ihre normale flache Gestalt so ausbilden, dass die Flächen rechtwinklig zum einfallenden Strahl stehen.

Bisher war es die Schwerkraft und das Licht, welche die beschriebenen Wirkungen auf das Wachsthum hervorbringen und dabei handelte es sich um die Richtungs- und Stellungsverhältnisse, unter denen die embryonalen Anlagen neuer Organe entstehen und um die äußere und innere Symmetrie ihrer Organisation. Diese Beziehungen können deshalb hervorreten, weil eben Schwere und Licht ihrer Natur nach in bestimmten Richungen auf die bildungsfähige Materie der Pflanzen einwirken und wir verden später bei Betrachtung des Geotropismus und Heliotropismus noch Gelegenheit haben, andere Wirkungen dieser beiden Naturkräfte kennen u lernen, wo es sich auch um in bestimmten Richtungen auftretende Wirungen handelt, aber dann um Wirkungen an schon mehr oder minder usgebildeten Organisationen, während es uns hier ausschließlich um die Einwirkung äußerer Kräfte auf die entstehende Organisation selbst anommt.

Nachdem wir nun also den Einfluss von Schwere und Licht auf die mbryonale Anlage der Organe an einigen Beispielen kennen gelernt haben, ehe ich dazu über, zu zeigen, wie dieselben Kräfte bei dem weiteren Vachsthum schon angelegter Organe oder, wie wir allgemein sagen können, bei dem postembryonalen Wachsthum mitwirken.

Postembryonale Gestaltungsverhältnisse. Auch in diesem Fall ann, wie weiter unten gezeigt werden soll, die Einwirkung auf wachsende rgane in bestimmter Richtung noch in Betracht kommen; allein in der lehrzahl der bekannten Fälle treten hier die Wirkungen von Schwere und icht in weit complicirterer Form hervor, so zwar, dass die ganze physioogische Qualität eines Organs dadurch bestimmt werden kann. In diesem inne wird sofort das Verhalten der unterirdischen Sprosse von Dracaena nd Yucca die nöthige Aufklärung geben[10]). Diese bekannten großen Liliaeen entwickeln aus der Basis ihres aufrecht wachsenden Stammes dauen- bis armsdicke, wurzelähnliche Sprosse, welche senkrecht in die Erde inabwachsen und ihrerseits zahlreiche lange Wurzeln erzeugen, welche

die ganze große Pflanze ernähren, aber fadenförmig dünn bleiben. Diese unterirdischen Sprosse erzeugen nun zwar an ihrem breiten Vegetationspunkt zahlreiche Blätter, die aber rudimentär bleiben und ringförmige,

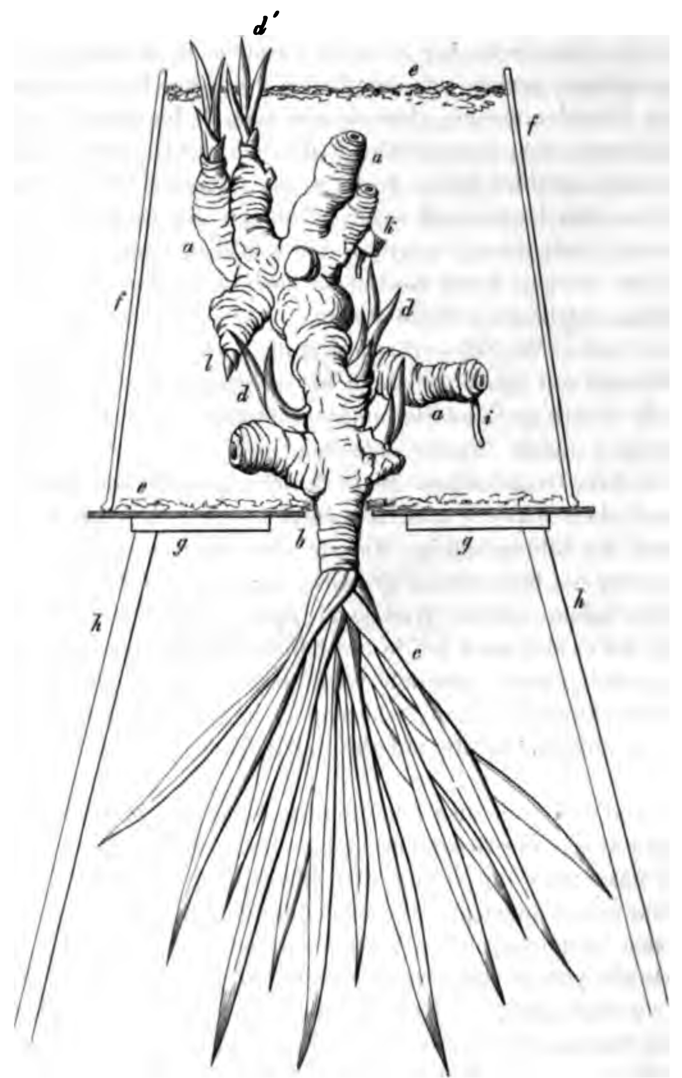


Fig. 344. Yucca gloriosa; *a a* das Rhizom, *b* Stamm, *c* Blattkrone; *d d* unterirdische Laubsprosse aus dem basalen Theil des Rhizoms; *d'* Laubsprosse aus der Endknospe zweier Rhizomsprosse; — *ee* die Erde des Topfes *ff*; *gghh* das Holzgestell, auf welchem die umgekehrte Pflanze steht; *i* eine neue Wurzel, *k* und *l* neue Rhizomknospen. — Sämmtliche Wurzeln sind in der Figur weggelassen.

dünne Häute darstellen. Niemals entstehen, solange die ganze Pflanze ungestört bleibt, aus den Vegetationspunkten dieser unterirdischen Sprosse eigentliche Laubblätter. Dies kann jedoch einfach dadurch bewirkt werden, dass man eine derartige Pflanze, wie in Fig. 344, vollständig um-

ekehrt, das in dem Blumentopf *f* enthaltene Wurzelsystem nach oben gechtet, auf einem Gestelle *hg* postirt. Durch die Umkehrung wird das Vachsthum der jetzt abwärts gekehrten Knospe beeinträchtigt, wenn sie cht etwa Gelegenheit hat, sich aufwärts zu krümmen; dafür aber werden ınmehr die Vegetationspunkte an den dicken Rhizomsprossen *ad* begünigt: die hier erzeugten Blätter bilden sich fortan nicht mehr in Form ıgförmiger Häute, sondern in Form von Laubblättern dieser Pflanze aus, › kommen endlich über die Erde und so entstehen aus den aufwärts gehrten Rhizomen unmittelbar Laubsprosse. Offenbar hat bei dem Versuch :h gar nichts geändert als die Richtung, in welcher die Schwerkraft auf ısere Pflanze einwirkt; die Rhizome sind in dem undurchsichtigen Boden r wie nach dem Licht unzugänglich, die Feuchtigkeitsverhältnisse in der ngebenden Erde dieselben wie früher und dennoch ändert sich sofort die stembryonale Ausbildung der am Vegetationspunkt entstehenden Blätter; ıtt sogenannter Niederblätter oder Schuppen entstehen kräftige Laubätter, die aber freilich erst dann, wenn sie über die Erde hervorwachsen, grünen und sich ausbreiten. Übrigens kann man den Versuch noch chter so anstellen, dass man eine ganze Yucca oder Dracaena aus der de nimmt, den Gipfel in ein mit Wasser gefülltes Glasgefäß eintaucht, dass die dicken Rhizome aufwärts gerichtet sind. Auch in diesem Fall d unter dem Einfluss des Lichtes findet die beschriebene Veränderng statt, die nach allem Gesagten wohl keiner anderen Einwirkung als r der Schwerkraft zugeschrieben werden kann, obgleich es gegenwärtig ız unmöglich ist, sich irgend eine klare Vorstellung davon zu machen, welcher Weise diese Wirkung der Schwerkraft zu dem beschriebenen hlussresultat führt. Wir sind hier eben in dem Fall, wie bei fast allen ıwirkungen des Lichtes und der Schwere, des Druckes, der Verwunng u. a. äußerer Einwirkungen, dass wir eben nur die Ursache und letzte Wirkung deutlich erkennen, während die wahrscheinlich sehr ıge Reihe von zwischenliegenden Ursachen und Wirkungen einstweilen bekannt bleibt. So ist es ja auch im Grunde bei allen Reizwirkungen, ter denen auch die bestbekannten sowohl am thierischen wie am getabilischen Organismus zuletzt immer etwas durchaus Unerklärliches, :h den gewöhnlichen mechanischen Vorstellungen nicht Einleuchtendes ›en.

Viel reichhaltiger sind auch hier wieder unsere Erfahrungen über die ıwirkungen des Lichtes auf die Ausbildung schon angelegter Organe, wohl es sich auch hier, wie auf diesem ganzen Gebiet, nur um die ersten, ch wenig gesichteten Einblicke in sehr verwickelte Naturvorgänge hanlt. Wir können zunächst zwei Fälle aus einander halten: einerseits fragen r, was dann geschieht, wenn Organe, welche normal unter dem Einfluss s Lichtes ihr postembryonales Wachsthum vollziehen, genöthigt werden, constanter Finsterniss ihren Entwicklungslauf zu vollenden. Wir haben

es in diesem Fall mit dem sogenannten Etioliren der Pflanzen zu thun. Andrerseits ist aber auch der Fall zu beachten, wo Organe, zumal blattbildende Sprosse, welche für gewöhnlich ihre ganze Entwicklung unterirdisch, also in tiefer Finsterniss durchlaufen, genöthigt werden, dies unter dem Einfluss des Lichtes zu thun.

Trotz der sehr zahlreichen Untersuchungen über das sogenannte **Etiolement**, d. h. die durch Lichtmangel hervorgerufene Veränderung normal in starkem Licht wachsender Organe, muss man doch leider bekennen, dass wir hier ein Gebiet betreten, welches bis auf die neueste Zeit mit groben Irrthümern dicht besäet war. Doch ist hier nicht der Ort, darauf einzugehen und ich muss mich damit begnügen, dem Leser die leicht zu beobachtenden Thatsachen mitzutheilen [11]).

Lässt man die Samenkörner der verschiedensten phanerogamen Pflanzen in Erde ausgesäet ihre Keimsprosse in einem finsteren Raum entwickeln, so treten nach Kurzem Abnormitäten ein, im Allgemeinen derart, dass die Sprossaxen bei Weitem länger werden als bei normaler Beleuchtung, wogegen die ersten Keimblätter gewöhnlich viel kleiner bleiben, auch ihre Ausbreitung in eine Fläche nicht vollziehen und zugleich unterbleibt (mit Ausnahme der Coniferen [12]) die Bildung des Chlorophylls: die im Finstern entwickelten Blätter werden zwar gelb, womit allerdings eine Vorstufe der Chlorophyllbildung gegeben ist, allein das Ergrünen dieses gelben unfertigen Chlorophylls findet erst dann statt, wenn solche etiolirte Blätter später dem Licht ausgesetzt werden. Auch richtet sich die Größe einer im Finstern entstehenden Pflanze in diesem Fall ebenso wie die Zahl der Wurzeln und Blätter, die sich bilden, vorwiegend nach der Größe und Masse des Samenkorns oder besser nach der Masse der darin angehäuften Reservestoffe: aus dem winzigen Samen der Tabakpflanze entsteht im Finstern ein entsprechend winzig kleines Keimpflänzchen mit zwei Keimblättern; aus dem großen Samen einer Bohne oder gar einer Rosskastanie kann dagegen im Finstern eine Pflanze von beträchtlicher Größe mit reich verzweigter Wurzel und mehreren, wenn auch kleineren und gelben Blättern entstehen. Schließlich hört das Wachsthum im Finstern aber immer nach einigen Tagen oder bei sehr großen Samen nach einigen Wochen auf, die ganze Pflanze erkrankt und geht zu Grunde, in manchen Fällen, wie bei Phaseolus u. a. erst dann, wenn alle Reservestoffe des Samens zur Organbildung völlig aufgebraucht sind; in anderen Fällen aber, wie bei dem Kürbis, hört das Wachsthum und die Organbildung auf, obgleich die Cotyledonen noch beträchtliche Quantitäten unverbrauchter Bildungssubstanz enthalten. Schon die Missgestalt solcher etiolirten Keimpflanzen, sowie ihr schließliches Zugrundegehen zeigt, dass sie sich in einem krankhaften Zustand befinden, der schließlich auch auf die eigentlichen Wachsthumsvorgänge, die uns hier allein interessiren, einwirkt. Zwar stimmt die Thatsache, dass die Sprossaxen im Finstern sich rascher

rerlängern, mit der Erfahrung überein, dass das Wachsthum derselben uch bei normaler Beleuchtung in der Nacht oder bei gelegentlicher kurzer Verdunklung rascher verläuft, als unter dem Einfluss des Lichtes, worauf ch in der nächsten Vorlesung zurückkomme; aber das Kleinbleiben der tiolirten Blätter von Keimpflanzen könnte zu dem Schluss verführen, dass hr Wachsthum direkt durch Lichtmangel verlangsamt oder sistirt, durch Beleuchtung also beschleunigt werden könne. Das ist jedoch ein Irrhum; denn wie wir später sehen werden, wachsen gesunde, grüne Laubblätter, welche vorher längere Zeit dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt waren, in der Nacht und bei sonstiger, nur wenige Stunden dauernder Verdunklung rascher als im Licht. Daraus folgt nun offenbar, dass das Kleinbleiben etiolirter Blätter von Keimpflanzen andere Ursachen haben nuss, die wir einfach damit bezeichnen, dass wir die etiolirten Blätter, was ibrigens auch von den überlangen Sprossaxen gilt, als krank bezeichnen. Dem scheint freilich zu widersprechen, dass junge etiolirte Blätter ans Licht gebracht, nach wenigen Tagen kräftig wachsen, allein dieses Wachshum ist nicht eine unmittelbare Folge der Lichtwirkung, sondern vielmehr ine Folge davon, dass in dem Gewebe durch die Beleuchtung zunächst ein ormaler gesunder Zustand geschaffen wird, der seinerseits das weitere Vachsthum erst möglich macht.

Dass die im Finsteren erwachsenen Samenkeimpflanzen nach kurzer eit einer wirklichen Erkrankung ihres Gewebes verfallen und dass die normen Wachsthumsverhältnisse derselben wesentlich auf krankhaften eränderungen ihres Gewebes durch Lichtmangel beruhen und dass dabei berhaupt Momente mit in Betracht kommen, die man bisher kaum beachtet it, dass vor Allem auch die Zufuhr geeigneter Bildungsstoffe eine große olle spielt, davon kann man sich durch eine Veränderung des Versuchsrfahrens leicht überzeugen.

Statt Keimpflanzen aus Samen im Finsteren erwachsen zu lassen, leite ich schon bei meinen früheren Versuchen 1863 die Knospen reichlaubter Pflanzen derart in einen finsteren Raum, dass die daraus hervorhenden Sprosse sich in diesem entwickeln mussten, während ihnen von en zahlreichen und möglichst großen Laubblättern, welche von möglichst tensivem Licht getroffen werden, die Assimilitationsprodukte derselben berliefert werden; in dem Maße also, wie das Wachsthum im finsteren aum fortschreitet, wird durch die Assimilation der beleuchteten Blätter ach wachsthumsfähige Substanz gebildet und zu den Verbrauchsorten ingeführt. Unsere Fig. 345 versinnlicht einen derartigen Vegetationsersuch, wie ich ihn zum Zweck der Demonstration auszuführen pflege. achdem von einer bereits sehr kräftig herangewachsenen Kürbispflanze nit etwa 10—12 großen, grünen Blättern alle Axelsprosse abgeschnitten worden sind, wird der Gipfeltheil des Hauptstammes durch ein möglichst nges Loch *d* in einen großen, dickwandigen Holzkasten *K* eingeleitet und

weich befestigt; der Kasten besitzt eine wohl verschließbare große
Unser Bild zeigt nun, wie aus der bei *d* eingeführten Gipfelknosp
nur zahlreiche Blätter, Ranken, neue Sprosse und Blüthen (bei *B*),

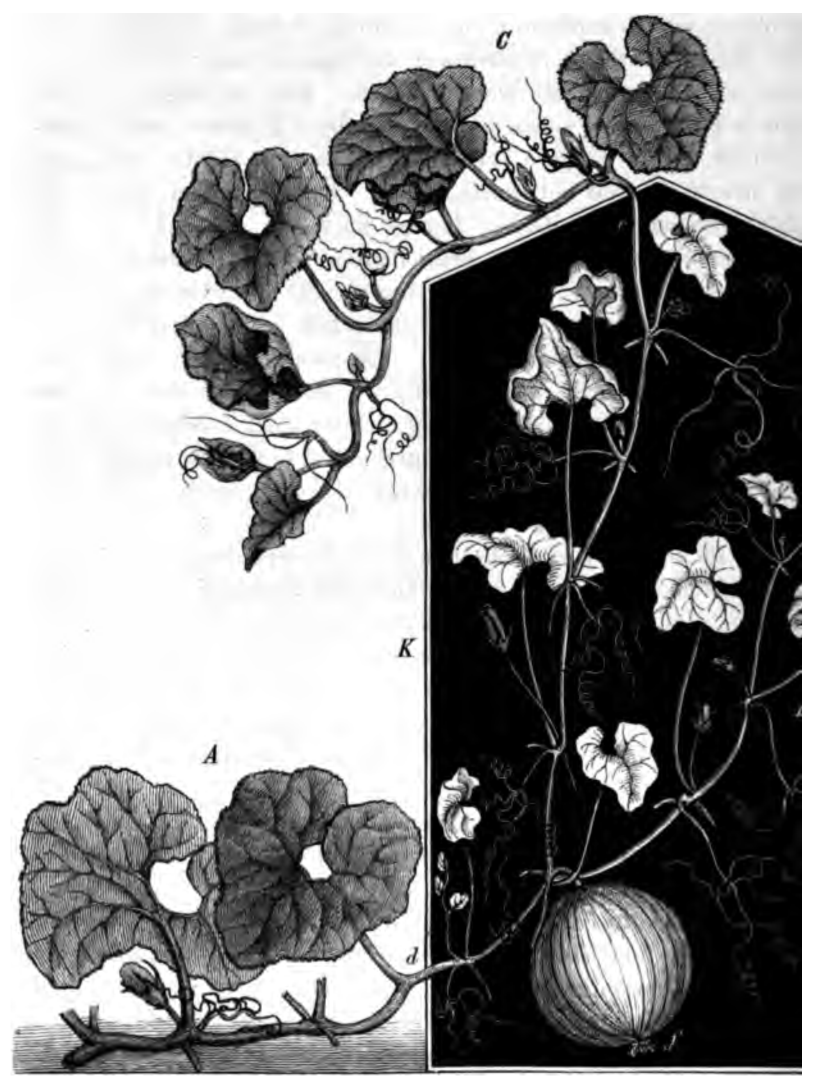


Fig. 345. *A B C* eine Kürbispflanze; *K K* ein großer aus Brettern gebauter Kasten, in we
Theil *B* der Pflanze im Finstern etiolirt. (Man vergleiche den Text auf pag. 429.)

auch eine große Frucht *f* entstanden sind. Nur war die Zahl dieser
viel beträchtlicher als in unserem Bilde. Als der Raum für die im Fi
wachsenden Sprosse zu eng wurde, schob ich die kräftige End
durch ein im Dach des Kastens befindliches Loch bei *e* ins Freie

worauf der nöthige Verschluss gemacht wurde. Unser Bild zeigt nun, wie dieselbe Sprossknospe, welche ursprünglich bei *d* in den Kasten eingeführt, in diesem wochenlang sich weiter entwickelt hatte (*B*), nunmehr endlich wieder an das Licht hervorgetreten, über dem Dach des Kastens bei *C* sich ganz normal weiter entwickelt hat. Der Aufenthalt dieser Sprossknospe im finsteren Kasten war gewissermaßen nur eine Episode in ihrem Leben, wo sie keineswegs aufhörte, in gewohnter Weise Blätter, Laubsprosse, Ranken, Wurzeln und Blüthen zu erzeugen. Dabei zeigt sich nun, dass die Laubblätter, welche rein hellgelb gefärbt waren, eine beträchtliche Größe erreichten. Eines der größten hatte eine Spreite von 625 Quadratctmtr., während ein mittelgroßes Blatt derselben Pflanze vorher am Licht erzeugt und dunkelgrün 825 Quadratctmtr. groß war. Die Blätter in dem Kasten erreichten [illegible] Durchschnitt $^2/_3$—$^3/_4$ der normalen Flächenentwicklung, obwohl sie nur [illegible]—4 Tage einmal zum Zweck der Beobachtung auf einige Minuten [illegible]htet wurden und keine Spur von grünem Chlorophyll erzeugten. [illegible] geringer war der Einfluss auf das Wachsthum der Sprossaxen; die [illegible]igen großen Ranken waren so reizbar, wie Ranken nur irgend sein [illegible]n, die männlichen und weiblichen Blüthen vollkommen normal an [illegible], Größe und Farbe und schließlich wog die reif gewordene Frucht *f* [illegible]., besaß 195 Samenkörner, von denen ein Drittel keimfähig war, mit [illegible] Wort: abgesehen von dem chemischen Process des Ergrünens und [illegible]en unbedeutenden Störungen im Wachsthum der Laubblätter, die sich [illegible] der Figur ersehen lassen, war das Wachsthum im Finstern sowohl in [illegible] embryonalen wie späteren Zuständen ein wesentlich normales, spe[illegible]ll das der Fortpflanzugsorgane ein ganz normales. Wenn man nun noch [illegible]et, dass Kürbis-Keimpflanzen im Finstern die Krankheit des Etiolements im höchsten Grade zeigen, dass besonders ihre ersten Blätter sehr [illegible] bleiben, so lehrt unser Versuch, dass es sich dabei nicht sowohl um [illegible] direkten Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum, als vielmehr um [illegible]rzeugung von Stoffen, welche später das Wachsthum vermitteln, han[illegible] muss. Dies folgt auch daraus, dass das Wachsthum der in dem finste[illegible]um eingeschlossenen Organe um so kräftiger und normaler ausfällt, [illegible]er die assimilirende Blattfläche am Licht und je intensiver das Licht [illegible]halb des Kastens selbst ist.

[illegible] Ähnliche Ergebnisse wie mit dem Kürbis gewann ich schon vor [illegible] Jahren auch mit Phaseolus, Tropaeolum (spanische Kresse), Ipomoea purpurea (rothe Winde). Von besonderem Interesse ist in all' diesen Fällen die ungemein kräftige und normale Blüthen- und Fruchtbildung, so lange die Assimilation der am Licht befindlichen Blätter energisch vorschreitet.

Da die Assimilationsprodukte der Blätter sich bis zu einem gewissen Grade in diesen und den Sprossaxen anhäufen, bevor sie zum weiteren Wachsthum verbraucht werden, so kann man kräftige Bildung von Sprossen und Blüthen nicht selten auch dadurch im Finstern gewinnen, dass man

recht kräftige, schon am Beginn der Blüthenbildung stehende Pflanzen (z. B. Tabak, Goldlack u. a.) einfach ganz in einen finsteren Raum stellt; jedoch ist der Erfolg immer ein mehr beschränkter und zumal die Bildung normaler Blüthen eine unbedeutende oder es treten auffallende Abnormitäten im Blüthenwachsthum ein, weil eben die blüthenbildende Substanz nicht in hinreichender Menge vorher angehäuft worden ist.

Diese Erfahrungen über die Abhängigkeit der Blüthenbildung von der vorausgehenden oder gleichzeitigen Thätigkeit der Laubblätter am Licht erklären uns nunmehr auch eines der allgemeinsten Wachsthumsverhältnisse der Pflanzen: die Blüthen erscheinen entweder einzeln oder zu mehreren in den Axeln von Laubblättern, offenbar weil ihnen so die in den letzteren erzeugte bildungsfähige Substanz am leichtesten zugeführt werden kann. Bei sehr vielen anderen Phanerogamen bilden sich entweder einzelne oder sehr zahlreiche Blüthen (Inflorescenzen) auf langen Schäften, so dass die fertigen Blüthen weit entfernt sind von den assimilirenden Blättern. So bei fast allen Gräsern, vielen Liliaceen (Allium, Aloë, Dracaena u. s. w.). Allein man darf nicht übersehen, dass in solchen Fällen die Blüthenknospen in allen wesentlichen Punkten schon ausgebildet sind, wenn der später sehr lange Blüthenträger oder Schaft noch äußerst kurz ist, der ganze Blüthenstand also entweder in der Axel eines Laubblattes oder mitten in der Rosette zahlreicher Laubblätter steckt, so dass die Bildungsstoffe auf kürzestem Wege auch in solchen Fällen den jungen Blüthenanlagen zugeführt werden. Wenn dann die Stiele der Blüthen oder Inflorescenzen sich strecken, die Blüthen sich von den ernährenden Blättern entfernen, so handelt es sich nur noch um ihre Entfaltung, die wesentlich von der nöthigen Wasserzufuhr abhängt. Wir können wohl noch einen Schritt weiter gehen und die Behauptung aufstellen, dass gerade die eigentlichen Fortpflanzungsorgane im engsten Sinne des Wortes, die Sporen, männlichen Befruchtungszellen und Eizellen, ihre Bildungssubstanz aus den Assimilationsorganen aufnehmen, und da überhaupt nur Sprosse Assimilationsorgane sein können, so ergiebt sich eine Erklärung für die Thatsache, dass alle eigentlichen Fortpflanzungsorgane ausschließlich von Sprossen erzeugt werden und gewöhnlich auf Blättern in Blattaxeln oder doch in irgend einem nahen Zusammenhange mit jenen sich bilden. Freilich sind auch bei den nicht chlorophyllhaltigen Pflanzen die Fortpflanzungsorgane an die Sprosse gebunden. Wir können aber einwenden, dass derartige Pflanzen aus chlorophyllhaltigen phylogenetisch abgeleitet sind und dass es für die Fortpflanzungsorgane auch im Allgemeinen zweckmäßig ist, wenn sie an den über die Substrate hervortretenden Sprossen entstehen.

Diese Betrachtungen scheinen auf den ersten Blick kaum mit der Thatsache zu harmoniren, dass Zwiebeln von Hyacinthen, Tulpen u. dgl. in tiefer Finsterniss auskeimend dennoch prachtvolle, normale Blüthen erzeugen, während die Blätter dabei, wenn auch nicht stark, etioliren. Allein

ses günstige Resultat des Wachsthums im Finstern hängt wesentlich
von ab, dass in der vorausgehenden Vegetationsperiode die Laubblätter
r Zwiebelpflanze bei kräftigem Licht assimiliren konnten, dass also
ithenbildende Substanz sich im Innern der Zwiebel schon damals an-
mmelte, die nun während der scheinbaren Ruheperiode im Sommer und
inter die Blüthenknospen tief im Innern der Zwiebel ernährt, so dass
hließlich, wenn man eine solche Pflanze zuletzt im Finstern austreiben
sst, es sich nur noch um die letzten Entwicklungsstadien handelt, die
ch hier vorwiegend durch Wasserzufuhr erreicht werden. Es mag bei
eser Gelegenheit auf die Thatsache hingewiesen werden, dass viele
wiebelpflanzen, Knollengewächse und mit großen Rhizomen ausgestattete,
mal auch phanerogame Wurzelschmarotzer und Humuspflanzen alle ihre
esentlichen Entwicklungsvorgänge, zumal sämmtliche embryonalen Wachs-
umsprocesse in tiefer unterirdischer Finsterniss stattfinden lassen, so dass
ur jährlich die Laubblätter periodisch auf einige Zeit an das Licht hervor-
eten, um zu assimiliren und die unterirdischen Theile mit Nahrungsstoffen
ı füllen; die Blüthen aber treten aus der Erde hervor, nicht weil sie des
ichtes zu ihrem Wachsthum bedürfen, sondern um die Bestäubung durch
sektenhilfe zu vollziehen.

Ich habe bisher der Einfachheit wegen, wo es sich um das Etiolement
ndelte, immer nur den Gegensatz von vollem Tageslicht und tiefer
nsterniss in Betracht gezogen, es muss aber noch nachgetragen werden,
ss das Etioliren auch bei schwachem Lichte stattfindet und in dem Grade
merklicher wird, je geringer die Lichtintensität ist. Es handelt sich dabei
er vorwiegend um einen wichtigen Punkt, nämlich darum, ob die Licht-
tensität überhaupt noch hinreicht, Assimilation im Chlorophyll zu bewir-
n; ist dies nicht der Fall, wie z. B. gewöhnlich im Innern eines Wohn-
mmers, so können zwar noch grüne Blätter entstehen, solange der Nah-
ngsvorrath reicht, da aber keine neue Assimilation stattfindet, so wird
eser Vorrath nach und nach erschöpft, die Pflanzen wachsen sich zu Tode
· ein sehr gewöhnlicher Fall, wenn man dieselben auf Blumentischen
Zimmern stehen lässt.

Gegenüber dem ungemein ausgiebigen Wachsthum auch in tiefer
nsterniss in solchen Fällen, wo ein namhafter Vorrath assimilirter Sub-
anz entweder in Reservestoffbehältern (Samen, Zwiebeln, Knollen) ange-
iuft ist oder gleichzeitig durch assimilirende grüne Blätter erzeugt wird,
nd nun noch die Sporen und Brutknospen der Kryptogamen zu erwähnen,
ie im Finstern, soweit bekannt, gar nicht keimen, obgleich sie in den
eisten Fällen schon durch Licht von geringer Intensität zum Wachsthum
ranlasst werden.

Mit diesen wenigen Bemerkungen muss ich mich betreffs der mit dem
iolement zusammenhängenden Fragen begnügen, obwohl noch sehr viel
deres beizubringen wäre.

Ich will nun noch einige Fälle der oben genannten zweiten Kategori
anführen, wo es sich darum handelt, dass Organe, die normal im Finster
sich entwickeln, abnormer Weise gezwungen werden, am Tageslicht z
wachsen. Auch hier bietet die gemeine Kartoffel wieder, wie in so viele
anderen Fällen, ein ungemein günstiges Objekt für physiologische Beobach
tungen. Zunächst sei die Bemerkung vorausgeschickt, dass Kartoffelknolle
in finsteren, feuchten Räumen liegend bekanntlich zahlreiche und oft seh
lange, aber mit äußerst kleinen Blättchen versehene, etiolirte Sprosse ent
wickeln, worin nach dem früher Gesagten gerade nichts Besonderes lieg
Allein wenn man Kartoffelknollen etwa auf feuchtem Sand liegend und m
einer durchsichtigen Glasglocke bedeckt im Frühjahr und Sommer an eine
hellen Fenster aufbewahrt, so wachsen zwar zahlreiche dünne Wurzel
aus den sogenannten Augen (Knospen) hervor, allein die Sprosse selbs
bleiben bei 2—3 Monate fortgesetzter Kultur äußerst kurz, auch entfalte
sich ihre Blätter nicht, mit einem Wort: sie sind äußerst empfindlich gege
die Einwirkung des Lichtes, welches ihr Wachsthum in einem ganz auf-
fallenden Grade verhindert. Soweit mir diese einer sorgfältigen Unter-
suchung noch bedürftige Thatsache bekannt ist, handelt es sich vorwiegend
eben darum, dass die Kartoffelknolle bei normaler Lebensweise mehrere
Centimeter hoch mit Erde bedeckt und also auch verfinstert sein muss,
wenn die Keimtriebe aus den Augen sich entwickeln. Es handelt sich dabei
um das Wachsthum der 2—3 untersten Internodien der Triebe, aus denen
auch die Wurzeln und die Stolonen entspringen; diese untersten Spross-
glieder sind für die Dunkelheit geschaffen und können im Licht kaum
wachsen, während dagegen die späteren Glieder und Blattanlagen eines
Sprosses im Gegentheil des Lichtes in hohem Grade bedürfen, um normal
zuwachsen. Diese Thatsache ist um so merkwürdiger als sehr zahlreiche
Wurzeln und unterirdische Sprosse eine derartige Empfindlichkeit nicht
erkennen lassen [13]).

Wenn uns die unteren Sprossglieder der Kartoffelkeimtriebe ein Bei-
spiel davon geben, dass unter Umständen Pflanzentheile durch das Licht
am Wachsthum fast ganz verhindert werden, so bieten dagegen nach den
Beobachtungen Goebels die sonst normal in unterirdischer Finsterniss wach-
senden Schuppenblätter mancher Rhizome den entgegengesetzten Fall, dass
sie nämlich dem Licht künstlich ausgesetzt nunmehr in ihrem Wachsthum
und ihrer ganzen Gestaltung gefördert und in echte Laubblätter umgewan-
delt werden. Goebel [14]) kultivirte Pflanzen von Circaea-Arten so, dass die
sonst unterirdischen Stolonen gezwungen waren, sich im Licht weiter zu
entwickeln. Die sonst schuppenförmig ausgebildeten Blätter derselben
wandelten sich jetzt in grüne normale Laubblätter.

Zu den Einwirkungen des Lichtes auf das postembryonale Wachsthum
gehört auch die von Stahl constatirte Thatsache, dass das Assimilations-
parenchym der Laubblätter die Form seiner Zellen in auffallendster Weise

verändert, je nach der Intensität des Lichtes, wobei zugleich wieder bestimmte Beziehungen der Wachsthumsrichtungen zur Richtung des Lichtstrahles hervortreten. Wie aus unserer Fig. 202 auf pag. 296 ersichtlich ist, bildet das Assimilationsgewebe der meisten dünnen, flachen Blätter zwei Schichten: eine obere dem Licht zugekehrte besteht aus pallisadenähnlich aufrecht gestellten und in der Richtung des einfallenden Lichtstrahles verlängerten Zellen; die untere Hälfte des Assimilationsgewebes wird von rundlichen oder häufiger von quergestreckten, parallel mit der Blattfläche verlängerten Zellen zusammengesetzt, die gewöhnlich große Intercellularräume bilden. Man unterscheidet diese Schichten gewöhnlich als Pallisadenschicht und Schwammschicht des Mesophylls. Bei Blättern mit verticalen Oberflächen wie Iris und bei Stengeln wie Equisetum liegen die Pallisadenzellen dagegen horizontal, bei jenen auf beiden Seiten des Blattes, bei den letzteren überhaupt radial nach der Peripherie gerichtet. Nach STAHL sind die Pallisadenzellen aber speciell diejenige Form des Assimilationsgewebes, welche durch intensives und direkt die Blattoberfläche treffendes Licht entstehen, denn er weist nach, dass bei derselben Pflanzenart die Bildung des Pallisadengewebes in dem Grade abnimmt, wie die Lichtintensität des Standortes sich vermindert: im Schatten gewachsene Blätter haben vorwiegend oder allein Schwammparenchym, bei starker Beleuchtung gewachsene vorwiegend Pallisadengewebe. Als Beispiel mag neben anderen Bäumen die Buche genannt sein. Wir haben hier zunächst nur die Thatsache im Auge, dass das Licht die Ursache dieser Organisationsverhältnisse ist, es muss aber hinzugefügt werden, dass die so erzeugten histologischen Differenzen ihrerseits wieder für den Assimilationsvorgang nützlich sind, worauf wir hier aber nicht weiter eingehen können.

Bei unseren bisherigen Betrachtungen handelte es sich um die Einwirkung der Schwere und des Lichtes auf das Wachsthum. Die erstere wirkt auf jeden kleinsten Pflanzentheil immerfort continuirlich; das Licht zwar nur auf die oberirdischen und nur periodisch wechselnd am Tage. Offenbar müssen aber in beiden Fällen die Einwirkungen auf das Wachsthum, soweit sie überhaupt stattfinden, sich beständig summiren, im Laufe einiger Stunden oder eines Tages vielleicht unmerklich können diese Einwirkungen nach Monaten und Jahren sehr namhafte Effekte hervorbringen, die aber bis jetzt gar wenig bekannt sind. Da wir aber bereits eine ganze Reihe solcher Einwirkungen kennen, obwohl man erst in neuester Zeit darauf geachtet hat, so ist zu vermuthen, dass noch sehr zahlreiche, andere derartige Wirkungen sich finden werden und wenn man bedenkt, dass die Pflanzenwelt von ihrem ersten Entstehen an und während das Pflanzenreich aus seinen niedersten Formen nach und nach die hochorganisirten erzeugte, dass während dieser Zeit alle Wachsthumsprocesse immerfort von der Gravitation afficirt und wenigstens periodisch und partiell vom Licht beeinflusst wurden, so darf man vermuthen, dass nach und nach fast alle Organisations-

verhältnisse von der Schwere und dem Licht in ganz maßgebender Wei mitverändert werden mussten oder mit anderen Worten: dass die Pflanz die Formen und die Lebensweise darbieten, die der Botaniker studirt, d muss zum großen Theil durch die beständige Einwirkung von Schwe und Licht hervorgerufen sein. Manche dieser Wirkungen können wir je noch künstlich hervorrufen oder verhindern, andere aber sind vollstänc erblich und constant geworden. Offenbar liegt eines der fruchtbarsten G biete botanischer Forschung gerade hier vor uns.

Schließlich sind aber noch einige andere Fälle von der Einwirku äußerer Ursachen auf das mit Gestaltung verbundene Wachsthum zu e wähnen. Doch soll es hier nur in aller Kürze geschehen, um diese Vo lesung nicht allzuweit auszuspinnen. Schon früher habe ich auf die Fäl hingewiesen, wo durch das Wachsthum parasitischer Pilze das Gewebe d Nährpflanzen nicht zerstört, sondern sogar in seinem Wachsthum enorm g fördert wird. Einen der schönsten Fälle bietet aber die Bildung der soge nannten Hexenbesen an den Edeltannen: an den von Aecidium elatina durchwucherten Horizontalästen entstehen abnormer Weise orthotrope, wi kleine Hauptstämme wachsende Sprosse. — Eine andere Kategorie von fü die Pflanze selbst abnormem Wachsthumsvermögen finden wir in den über aus zahlreichen Gallenbildungen: Insekten, zumal Gallwespen legen ihre äußerst kleinen Eier in das Gewebe junger wachsender Pflanzentheile und wenn sich aus dem Ei die kleine Larve entwickelt, so wuchert das sie umgebende Pflanzengewebe und bildet so die Galle. Die gemeinen Galläpfel der Eichen, die mit moosähnlichen Anhängseln versehenen Gallen der Rosensträucher u. s. w. sind allbekannt. Das für uns Merkwürdige in der Gallenbildung liegt vorwiegend in zwei Momenten: zunächst darin, dass jede Gallenart eine ganz bestimmte anatomische Struktur und äußere Form besitzt, als ob die Galle ein Organismus sui generis wäre; und fürs zweite wird diese complicirte Organisation eben nur durch die Entwicklung einer specifisch bestimmten Insektenlarve hervorgerufen, so zwar, dass durch verschiedene Insekten auf derselben Pflanze ganz verschiedene Gallen entstehen. Dass auch gewisse Blattläuse gallenähnliche Bildungen erzeugen, unter denen besonders die großen, aber hohlen chinesischen Gallen und andrerseits die durch Chermes viridis an unseren Rothtannen erzeugten tannenzapfenähnlichen Gallen erwähnt sein mögen, mag hier nur ganz nebenbei mitberührt werden, ebenso die von Peyritsch neuerdings festgestellte Thatsache, dass manche monströse Blüthenentwicklungen, sogenannte Vergrünungen zumal von Arabis-Arten dadurch künstlich hervorgerufen werden können, dass man Blattläuse bestimmter Species auf die noch jungen Inflorescenzen setzt.

In diesen Fällen sind es abnorme äußere Eingriffe, welche abnormes Wachsthum hervorrufen; ganz verbreitet ist aber nicht nur in der Pflanzen- sondern auch in der Thierwelt der Fall, dass in ganz normaler Weise neues

Wachsthum durch Befruchtung entsteht. Auch hier handelt es sich um eine von außen her an das weibliche Organ herantretende materielle Einwirkung, durch welche die Eizelle zum Embryo und dieser zum neuen Organismus umgebildet wird. Es ist jedoch Aufgabe meiner letzten Reihe von Vorlesungen, hierauf ausführlich einzugehen, nur das eine sei bemerkt, dass sich nicht nur bei den Phanerogamen, sondern auch vielfach bei den Kryptogamen in Folge der Befruchtung der Eizelle nicht bloß diese zum Embryo ausbildet, sondern dass andere Theile der Mutterpflanze zu weiterem Wachsthum dadurch angeregt werden. Bei den Phanerogamen ist die Entstehung des Endosperms im Samen, das Schwellen des Fruchtknotens und seine Ausbildung zur reifen Frucht eine Wirkung des Pollens: die minimalen Quantitäten befruchtender Substanz, welche durch die Pollenkörner z. B. einer Kürbispflanze auf die weibliche Blüthe übertragen werden, sind die Ursache, dass sich aus dem Fruchtknoten eine zuweilen centnerschwere Frucht durch Wachsthum entwickelt. Einen noch viel merkwürdigeren Fall aber bieten in dieser Beziehung, wie HILDEBRAND [15]) constatirt hat, die Orchideen: bei ihnen sind zu der Zeit, wo der Pollen auf die Narbe gelangt, innerhalb des Fruchtknotens die Samenknospen, welche befruchtet werden sollen, entweder noch unvollkommen entwickelt oder noch gar nicht einmal angelegt und wenn kein Pollen auf die Narbe übertragen wird, so entwickeln sich diese eigentlichen weiblichen Befruchtungsorgane überhaupt gar nicht weiter. Das Wachsthum der Pollenschläuche in die Narbe hinein wirkt wie ein Reiz auf den Fruchtknoten, der nun lebhaft zu wachsen beginnt und in welchem nun erst die Samenknospen sich ausbilden oder sogar erst angelegt werden.

Wenn wir bei der Einwirkung der Schwere und des Lichtes gestehen mussten, dass uns die Verkettung der Causalität dabei ganz unbekannt sei, so müssen wir nicht minder bei all' den zuletzt genannten Erscheinungen sagen, dass uns jedes Verständniss dafür, wie aus den bekannten Ursachen die bekannten Schlusswirkungen entstehen, fehlt. —

Anmerkungen zur XXXI. Vorlesung.

1) Ausführlicheres über das hier beschriebene Verhalten der Wurzelknolle[n] Thladiantha dubia und der Sprossglieder von Opuntia findet man in meiner Abhandl[ung] »Über Stoff und Form der Pflanzenorgane«, Arb. des bot. Inst. in Wzb. Bd. II, pag. 698.

2) VOECHTING: »Über Organbildung im Pflanzenreich, Bonn 1878«, womit [m]
Entgegnung in der unter Anmerkung 1 genannten Abhandlung zu vergleichen ist.

3) Dass bei der Regeneration an abgeschnittenen Pflanzentheilen eine von der O[rga]nisation der Pflanze selbst abhängige innere Disposition und außerdem ein unmittel[bar]er Einfluss der Schwere und andere Kräfte zusammenwirken, habe ich ausführlich Arb. d. bot. Inst. Bd. II, pag. 691 ff. dargelegt.

4) Die hier beschriebenen Eigenschaften der Epheusprosse findet man ausfüh[rlich] behandelt in meiner Abhandlung: »Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile den Arb. d. bot. Inst. Wzbg. Bd. II, pag. 257.

5) Dass die Wurzelbildung durch Abwesenheit des Lichtes begünstigt wird, h[abe] ich schon in meinen Untersuchungen: »Über den Einfluss des Tageslichtes auf Neu[bil]dung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane«, Botanische Zeitung 1863, Beila[ge] und 1865 ebendaselbst pag. 117 ff. mehrfach hervorgehoben.

6) LEITGEB: »Über Bilateralität der Prothallien« in Flora 1879, pag. 317.

7) Die berührte Angabe MIRBEL's findet sich in seiner berühmten Arbeit: »Recherc[hes] anatomiques et physiologiques sur le Marchantia polymorpha«, Mém. de l'acad. d. scie[nces] de l'institut de France 1835. — Diese wichtigen Angaben MIRBEL's sind unbeachtet [ge]blieben, bis ich 1870 PFEFFER veranlasste, sie zu prüfen und wo möglich die betreffend[en] Erscheinungen genauer zu studiren. Seine Resultate hat der Genannte in den Arb. d. bot. Inst. in Wzbg. Bd. I, pag. 77 mitgetheilt.

8) Vgl. darüber ZIMMERMANN: »Über die Einwirkung des Lichtes auf den Marcha[n]tienthallus«, Arb. d. bot. Inst. in Wzbg. Bd. II, pag. 665.

9) Die hier beschriebene Beziehung des Protonemas von Funaria hygrometri[ca] zum Licht habe ich zuerst erwähnt in meiner Abhandlung: »Über orthotrope und pl[a]giotrope Pflanzentheile« in den Arb. d. bot. Inst. in Wzbg. Bd. II, pag. 256. — Die d[ort] selbst noch von mir ausgesprochenen Zweifel habe ich durch spätere Beobachtung[en] vollständig beseitigt und so das im Text ausgesprochene Resultat festgestellt.

10) Das im Text über Yucca und Dracaena (Untergattung Cordyline) Gesagte i[st] ausführlicher dargestellt in meiner Arbeit: »Über Stoff und Form«, Arb. d. bot. Inst. [in] Wzbg. Bd. II, pag. 475 ff.

11) Das hier über das Etiolement Gesagte stützt sich auf meine beiden Abhandlu[n]gen: »Über den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschieden[er] Pflanzenorgane«, bot. Zeit. 1863, Beilage und 1865: »Wirkung des Lichtes auf di[e] Blüthenbildung unter Vermittlung der Laubblätter«, pag. 117 ff. — Mit besseren Hülfs[s]mitteln, als sie mir damals zu Gebote standen, habe ich derartige Versuche, dere[n] Resultate noch nicht ausführlich publicirt sind, in den letzten Jahren in Würzburg aus[s]geführt. — GREGOR KRAUS (»Über die Ursachen der Formänderungen etiolirter Pflanzen« Jahrb. für wiss. Bot. VII, pag. 209) und GODLEWSKI (»Zur Kenntniss der Ursachen der Formänderungen etiolirter Pflanzen«, bot. Zeit. 1879, pag. 81 ff.) haben sich beide mi[t]

der Überverlängerung der Internodien und dem Kleinbleiben der Blätter von Keimpflanzen im Finstern beschäftigt, ohne jedoch meine viel älteren Angaben über das Etiolement von Sprossen, welche durch beleuchtete Laubblätter ernährt werden, mit in Betracht zu ziehen. Übrigens handelt es sich in unserem Text zunächst nicht um die mechanischen Ursachen, sondern nur um die Thatsachen selbst, weshalb ich auf die Angaben dieser Beobachter hier nicht weiter einzugehen brauchte. Speciell die Annahme von Kraus, dass etiolirte Blätter deshalb klein bleiben, weil die Blätter überhaupt nur von ihren eigenen Assimilationsprodukten wachsen könnten, wird durch den im Text beschriebenen und abgebildeten Versuch schlagend widerlegt. — Dass das Kleinbleiben der Blätter im Finstern eine krankhafte Erscheinung ist und mit der Abhängigkeit des Blattwachsthums unter normalen Verhältnissen nicht verglichen werden darf, hat Prantl durch Beobachtungen in meinem Institut: »Über den Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der Blätter« (Arb. d. bot. Inst. in Wzbg. Bd. I, pag. 371) festgestellt.

12) Dass Coniferenkeime auch in tiefster Finsterniss grüne, chlorophyllhaltige Blätter erzeugen, habe ich in der Zeitschrift: Lotos, Prag 1859, Januar, zuerst mitgetheilt, später auch festgestellt, dass die aus älteren Stämmen verschiedener Farnkräuter im Finstern hervorwachsenden Blätter Chlorophyll bilden, was dagegen bei den Equiseten nicht der Fall ist.

13) Die beschriebene Wirkung des Lichtes auf junge Kartoffelsprosse ist um so merkwürdiger, als die Nachtstunden hier mit in Betracht kommen; man könnte vermuthen, dass wenn auch am Tage das Wachsthum vollständig sistirt wird, es doch in den Nächten fortschreiten könne und vielleicht kommt auch wirklich das äußerst geringe Wachsthum nur in den Nächten zu Stande; aber selbst unter dieser Annahme ist letzteres so gering, dass man an eine Nachwirkung des Tageslichtes auch während der Nachtstunden denken möchte.

14) Goebel über Circaea in seinen Beiträgen zur Morphologie und Physiologie des Blattes, bot. Zeitung 1880.

15) Hildebrand: »Die Fruchtbildung der Orchideen ein Beweis für die doppelte Wirkung des Pollens«, bot. Zeitung 1863, pag. 329 ff.

XXXII. Vorlesung.

Verlauf des Wachsthums während der Streckung. Periodische Änderungen.

Wir haben uns bisher mit dem Wachsthum nur insoweit beschä
als es sich dabei um die Entstehung der Gestalt, der äußeren und inn
Form der Organe und durch diese der ganzen Pflanze handelt. Von (
ganz anderen Seite her soll uns das Wachsthum in der heutigen Vorle
beschäftigen. Wir legen uns die Frage vor, in welcher Art das Wachs
irgend eines kleinen Abschnittes verläuft, wenn derselbe aus dem eml
nalen Zustand heraustretend in den der Streckung übergeht, um en
den Zustand zu erreichen, wo sein äußeres Wachsthum aufhört.

Um auch hier sogleich wieder einen konkreten Fall ins Auge zu fa
und nicht durch Aufzählung der mannigfachen Combinationen in der
theilung des Wachsthums bei verschiedenen Pflanzen zu ermüden, h
wir uns zunächst an die typischen Sprosse und Wurzeln mit endständ
Vegetationspunkt, und um unsere Aufgabe noch mehr einzuschränken,
schäftigen wir uns zunächst ausschließlich mit der Verlängerung
artiger Organe, also mit dem Wachsthum parallel der Wachsthumsaxe.

Als das wichtigste Ergebniss ist zuerst das hervorzuheben, (
jeder Pflanzentheil und zwar jede kürzeste Querschı
eines solchen zuerst langsam, dann aber mit wachsen
Geschwindigkeit sich verlängert, ein Maximum der Wa(
thumsgeschwindigkeit erreicht und dann wieder lang
und immer langsamer wächst, bis endlich das Wachstl
ganz aufhört. Um dies an einem möglichst einfachen Fall zu erläu
denken wir uns die junge, etwa 2—4 Ctm. lange Hauptwurzel einer K
pflanze von Vicia Faba (der gemeinen Feldbohne). Mittels eines spi
kleinen Pinsels trägt man zwei Querstriche von schwarzem chinesisc
Tusch unmittelbar über dem Vegetationspunkt so auf, dass sie genau
1 Mm. von einander entfernt sind; damit ist also die Länge einer Q
scheibe der Wurzel bezeichnet. Lässt man die Keimpflanze nun in ei
Raum verweilen, wo sie gleichzeitig Wasser aufnehmen und energi

ꞩann, wo also das Wachsthum auf Kosten der assimilirten Reserve-
rmal verläuft, so braucht man nur in gewissen Zeiträumen die
er ursprünglich 1 Mm. langen Querscheibe zu messen, um die in
n Zeiträumen stattgefundenen Verlängerungen oder Zuwachse zu
en, indem man jedesmal die vorausgehende Länge von der später
nen abzieht und den Rest als Zuwachs bezeichnet. Es ist jedoch
arauf zu achten, dass während der Beobachtungszeiten die Tempe-
nstant bleibt oder weil dies sehr schwer zu erreichen ist, dass sie
b derselben Grenzwerthe sich bewegt; auch thut man gut, von dem
:eten Objekt das Licht abzuschließen, weil dieses ebenfalls die
umsgeschwindigkeit beeinflusst; denn es kommt darauf an, den
s Wachsthums bei constanten äußeren Verhältnissen zu beobachten.
ich nun an einer ursprünglich 1 Mm. langen Querscheibe oberhalb
tationspunktes der in feuchter Luft wachsenden Keimwurzeln von
ɔa bei einer täglich wiederkehrenden Temperaturschwankung von
5° C. folgende Veränderungen in je 24 Stunden:

am 1. Tag	. . . 1,8	Mm. Zuwachs
- 2. -	. . . 3,7	- -
- 3. -	. . . 17,5	- -
- 4. -	. . . 16,5	- -
- 5. -	. . . 17,0	- -
- 6. -	. . . 14,5	- -
- 7. -	. . . 7,0	- -
- 8. -	. . . 0,0	- -
Summa	. 78,0	Mm. Zuwachs

ılich wie bei einer Wurzel verhält sich nun auch eine solche durch
che bezeichnete Querzone an dem jüngsten hierfür zugänglichen
s Internodiums einer Sprossaxe; so wurde z. B. eine 3,5 Mm. lange
e des ersten Internodiums einer Keimpflanze von Phaseolus multi-
ırch Striche bezeichnet und bei einem täglichen Wechsel von 10,2
. in je 24 Stunden die folgenden Verlängerungen oder Zuwachse
ı:

am 1. Tag	 1,2	Mm.
- 2. -	 1,5	-
- 3. -	 2,5	-
- 4. -	 5,5	-
- 5. -	 7,0	-
- 6. -	 9,0	-
- 7. -	. . . . **14,0**	-
- 8. -	 10,0	-
- 9. -	 7,0	-
- 10. -	 2,0	-
Gesammtverlängerung	59,7	Mm.

Zahlreiche sonstige Messungen lassen keinen Zweifel darüber, da: das Längenwachsthum auch an Querscheiben von Blättern und sonstige Organen ebenso verläuft, und aus Beobachtungen anderer Art dürfen w schließen, dass es bei Organen, welche nur aus einfachen, nicht dur Zellwände getheilten Schläuchen bestehen, sich ebenso verhält.

Jede kleine Querzone eines wachsenden Pflanzentheiles zeigt also eir periodische Änderung ihres Wachsthums, die von der Temperatur, de Licht und sonstigen das Wachsthum beeinflussenden Kräften unabhäng ist. Da jedoch mit der periodischen Veränderung dieser letzteren außer dem noch periodische Schwankungen im Längenwachsthum eines solche Theiles eintreten können, so habe ich zur genaueren Bezeichnung der obe charakterisirten Erscheinung dieselbe als d i e g r o ß e W a c h s t h u m s p e r i o d e bezeichnet.

Denken wir uns nun weiter entfernt vom Vegetationspunkt als vorhi eine eben solche Querzone durch zwei Querstriche bezeichnet und dann in gewissen Zeiträumen ihre Länge gemessen, so leuchtet im Voraus ein, dass diese Querzone, weil sie älter, vom Vegetationspunkt weiter entfernt ist, sich gleich von vornherein schon in einem weiter vorgeschrittenen Wachsthumszustande befinden muss. Es kann z. B., wenn wir gerade die richtige Entfernung vom Vegetationspunkt getroffen haben, der Fall eintreten, dass gleich die erste gemessene Verlängerung den Zustand des maximalen Wachsthums trifft, so dass also jede weitere Messung abnehmende Verlängerungen darbieten muss oder die durch Querstriche bezeichnete Zone befindet sich, weil sie noch weiter vom Vegetationspunkt entfernt ist, schon von vornherein in einem Zustand abnehmenden Wachsthums, so dass schon die erste Messung einen kleinen und jede folgende Messung einen immer kleineren Zuwachs ergiebt. Und wenn wir die durch Querstriche bezeichnete Zone noch weiter vom Vegetationspunkt entfernt angenommen haben, so kann es geschehen, dass dieselbe bereits aufgehört hat, sich zu verlängern, dass also jede folgende Messung dieselbe Länge ergiebt.

Hätten wir also auf einer Wurzel vom Vegetationspunkt anfangend oder an einer Sprossaxe unterhalb der Knospe beginnend eine größere Zahl von Querstrichen so aufgetragen, dass dieselben unter sich anfangs gleich weit entfernt sind, etwa um je 1 Mm., so würden wir, wenn wir nach gleichen Zeitintervallen die Länge dieser Stücke messen, finden, dass die dem Vegetationspunkt näheren Stücke anfangs eine zunehmende Wachsthumsgeschwindigkeit zeigen, dass irgend eines dieser Stücke ein Maximum derselben erkennen lässt, während die noch weiter vom Vegetationspunkt entfernten Querzonen in derselben Zeit desto geringere Zuwachse oder Verlängerungen zeigen, je entfernter vom Vegetationspunkt sie liegen.

Um auch dies an einem bestimmten Beispiel zu erläutern, mag folgende Beobachtung angeführt werden: ich hatte die Keimwurzel einer Vicia Faba vom Vegetationspunkt aus beginnend durch Tuschestriche in Querscheiben

Mm. Länge eingetheilt. Nach 24 Stunden (bei 20,5° C.), wobei die feuchter Luft wuchs, zeigten die bezeichneten Querzonen folgende :

Nro. der Querscheibe	Zuwachs
oben X	0,1 Mm.
IX	0,2 -
VIII	0,3 -
VII	0,5 -
VI	1,3 -
V	1,6 -
IV	3,5 -
III	8,2 -
II	5,8 -
urzelspitze I	1,5 -
Gesammtverlängerung	23,0 Mm.

lag also diejenige Querscheibe, r das Maximum des Zuwachses oberhalb der zweiten Zone Wurzelspitze oder mit anderen es war die dritte gezeichnete in welcher in den 24 Stunden ursprüngliche Länge von 1 Mm. chs von 8,2 Mm. erfolgte; sowohl der Spitze als weiter von derntfernt waren die Zuwachse Wir können also kurz sagen, m. von dem Vegetationspunkte urzel entfernt hatte das Wachs-Maximum seiner Geschwindiggen dasselbe unmittelbar hin-Vegetationspunkt sehr langsam viel weiter entfernt von dem-. h. in unserem Falle in einer ng von 10 Mm., nur noch 0,1 Mm. n noch weiter entfernten Querur gar kein Wachsthum mehr hmen.

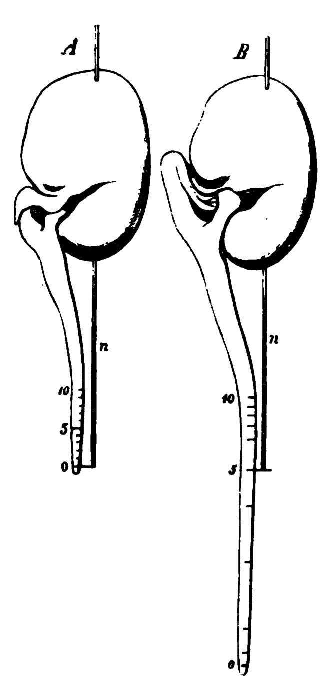


Fig. 346. Eine Keimpflanze von Vicia Faba (Feldbohne); in *A* beginnt die Beobachtung der mit einer Nadel *n* an einem Kork befestigten Pflanze, deren Wurzel in Wasser taucht; die wachsende Region ist durch Tuschestriche in Querzonen von je 1 Mm. (0—10) eingetheilt. — *B* dieselbe Pflanze 22 Stunden später bei 21° C.; die auseinandergerückten Striche zeigen die Vertheilung des Wachsthums.

so ist es nun auch bei Sprossbei diesen jedoch das Wachslängere Strecken vertheilt ist, gut, die Querzonen gleich von n länger zu nehmen: so wurde vom oberen Ende des ersten

Internodiums einer Keimpflanze von Phaseolus multiflorus beginnend Anzahl von äquidistanten Querstrichen aufgetragen, durch welche S oder Querzonen von je 3,5 Mm. bezeichnet waren. Nach 40 Stunden v die Länge dieser Stücke gemessen und folgende Zuwachse gefunden:

	Nro. der Querzone	Zuwachs
unter der Knospe	I	2,0 Mm.
	II	2,5 -
	III	4,5 -
	IV	6,5 -
	V	5,5 -
	VI	3,0 -
	VII	1,8 -
	VIII	1,0 -
	IX	1,0 -
	X	0,5 -
	XI	0,5 -
unten	XII	0,5 -
	Gesammtverlängerung	29,3 Mm.

Nach dem vorhin Gesagten leuchtet es nun ohne Weiteres ein, der Querabschnitt Nro. IV, wenn wir ihn 40 Stunden früher beoba hätten, nur einen Zuwachs von 4,5 Mm., und wenn wir ihn 40 Stu später beobachtet hätten, nur von 5,5 Mm. gezeigt haben würde. Dei schnitt IV war eben während unserer Beobachtungszeit zufällig in se maximalen Wachsthum oder mit anderen Worten: der Abschnitt Nı würde in den nächsten 40 Stunden sich geradeso wie IV verhalten ha der Abschnitt V dagegen befand sich in den vorausgehenden 40 Stu in demselben Zustand wie IV bei unserer Beobachtung. Das heißt als anderen Worten: die ganze wachsende Strecke einer Wurzel oder Internodiums oder überhaupt eines aus einem Vegetationspunkt ents genden Organs besteht aus Querzonen, welche je nach ihrem Alter, also nach ihrer Entfernung vom Vegetationspunkt, in verschiedenen wicklungsstufen begriffen sind: jede dieser Querzonen beginnt langsa wachsen, wächst rascher und rascher, erreicht ein Wachsthumsmaxi nimmt dann ab und hört endlich ganz auf zu wachsen. Obgleich es bis nicht gelungen ist, in ähnlicher Weise auch an den nicht cellulären Sc chen von Pflanzen wie Vaucheria, Mucor und ähnlichen Coeloblasten (striche aufzutragen, haben wir doch alle Ursache zu glauben, dass auc ihnen ein ganz ähnliches Verhalten stattfinden mag.

Diese Beobachtungsmethode nun giebt uns zugleich Gelegenheit Länge des Stückes kennen zu lernen, welches an einer Wurzel, Sprossaxe oder sonst an einem Organ im Wachsthum begriffen ist. H wir vom Vegetationspunkt einer Wurzel oder von der Knospe eines Spr

ausgehend äquidistante Querstriche aufgetragen und finden wir in einer gewissen Entfernung vom Vegetationspunkt nach längerer Zeit, nach 1—2 Tagen, dass gewisse Querstriche überhaupt nicht aus einander gerückt sind, sondern ihre ursprüngliche Entfernung beibehalten haben, so bedeutet das, dass an diesen Orten überhaupt kein Längenwachsthum mehr stattfindet und die Entfernung des ersten nicht fortgerückten Theilstriches vom Vegetationspunkt giebt uns die Länge der überhaupt im Wachsthum begriffenen Region des betreffenden Organes. Schon ein Blick auf unsere kleinen Tabellen ergiebt sofort, dass diese Länge bei Wurzeln und Internodien eine auffallend verschiedene ist: bei der Keimwurzel der Vicia Faba erlischt das Wachsthum schon in einer Entfernung von 10—11 Mm. vom Vegetationspunkt; bei dem ersten Internodium des Keimsprosses von Phaseolus dagegen erst in einer Entfernung von 12 × 3,5 Mm., also ungefähr 4 Ctm. hinter dem Vegetationspunkt. Die Unterschiede stellen sich aber je nach Umständen noch viel größer heraus: bei dünnen Nebenwurzeln kann die im Wachsthum begriffene Strecke hinter dem Vegetationspunkt 2—4 Mm. lang sein, während sie bei langen Blüthenschäften phanerogamer Pflanzen selbst 50 Ctm. Länge erreichen kann.[2]) So fand ich z. B.

bei:	Länge der wachsenden Region unter der Knospe:	
Fritillaria imperialis	7—9 Ctm.	innerhalb eines Internodiums (des Schaftes)
Allium Porrum	circa 40 -	innerhalb eines Internodiums (des Schaftes)
Allium Cepa	30 -	innerhalb eines Internodiums (des Schaftes)
Allium atropurpureum	50 -	innerhalb eines Internodiums (des Schaftes)
Cephalaria procera	35 -	(3 Internodien)
Polygonum Sieboldi	15 -	(4—5 Internodien)
Asparagus asper	20 -	(viele Internodien)
Valeriana Phu	25 -	(4 Internodien)
Dipsacus Fullonum	40 -	(3—4 Internodien)

Man ersieht aus dieser Tabelle, dass die wachsende Region einer Sprossaxe ein einzelnes oder mehrere Internodien umfassen kann; im letzteren Falle, zumal dann wenn die einzelnen Internodien durch große, stengelumfassende Blätter scharf von einander abgegrenzt sind, kann innerhalb eines jeden einzelnen derselben wieder eine basale oder auch unter dem Knoten liegende Querzone vorhanden sein, welche sich ähnlich wie ein Vegetationspunkt verhält und von welcher aus die Zuwachse in ähnlicher Weise zu- oder abnehmen.

Es wird auch nicht überflüssig sein zu bemerken, dass derartige Messungen zumal an Sprossaxen erst dann ein klares Bild geben, wenn dieselben bereits eine gewisse Länge erreicht haben: anfangs nämlich, wenn die ganze Sprossaxe noch kurz und jung ist, sind alle Theile derselben im Längenwachsthum begriffen; erst wenn eine gewisse Länge, d. h. ein ge-

wisses Alter der ältesten Theile erreicht ist, hört das Wachsthum an ge wissen Stellen auf und erst dann hat man in einer gewissen Entfernu vom Vegetationspunkt eine nicht mehr wachsende Region, wie es in u serer letzten Tabelle angenommen wurde. Außerdem kann aber auch d Fall eintreten, dass unter der Knospe eines langen Blüthenschaftes d Wachsthum überhaupt zuerst erlischt, während es an der Basis desselb von einer intercalaren, embryonalen Gewebezone ausgehend noch länge Zeit fortdauert; in diesem Fall kehrt sich dann die Reihenfolge der Partia zuwachse um, wobei die Sprossaxe von ihrer Basis aus gewissermaße hinaufgeschoben wird. Dergleichen kann selbst bei nahe verwandte Pflanzen in verschiedener Weise stattfinden: so fand ich z. B. bei de Blüthenschäften von Allium atropurpureum, die gewöhnliche Form de Wachsthumsvertheilung, während bei denen von Allium Porrum und A Cepa in späteren Wachsthumszuständen eine basale Vegetationszone mi den angedeuteten Eigenschaften vorhanden ist.

Was nun hier von den Wurzeln und Sprossaxen gesagt wurde, gilt mutatis mutandis überhaupt von allen Organen, solange sie einen Vegetationspunkt an ihrem Gipfel oder an ihrer Basis besitzen, denn es handelt sich eben nur um den Übergang kleinster Querzonen aus dem embryonalen in den definitiven Zustand und speciell betreffs der Blätter ist hervorzuheben, dass die entsprechenden Vorgänge nicht nur in Richtung der Längendimensionen, sondern auch in den Richtungen der Seitennerven, ähnlich wie bei den Seitensprossen eines Hauptsprosses verlaufen.

Die Thatsache, dass die maximale Verlängerung sowohl bei Wurzeln wie bei Sprossaxen erst in einer gewissen und oft ziemlich beträchtlichen Entfernung vom Vegetationspunkt auftritt, berechtigt neben anderen Wahrnehmungen zu der Behauptung, dass im Vegetationspunkt selbst ein nur äußerst langsames Längenwachsthum stattfindet, und dass consequenter Weise an der Scheitelwölbung des Vegetationspunktes überhaupt gar kein Längenwachsthum vorhanden ist; auch ergiebt eine sorgfältige Überlegung, dass an der Scheitelwölbung gar kein Längenwachsthum stattfinden kann, dass dieses vielmehr immer erst unterhalb des Scheitels eintritt und in größerer Entfernung von demselben sein Maximum erreicht; diese Bemerkung ist deshalb nicht überflüssig, weil man lange Zeit hindurch in geradezu unbegreiflicher Gedankenlosigkeit den Vegetationspunkt und speciell den Scheitel desselben für den Ort des ausgiebigsten Längenwachsthums gehalten hat.

Beobachtet man nun, wie die Spitze eines Sprosses im Laufe eines Tages um einige Centimeter oder bei sehr rasch und kräftig wachsenden Pflanzen selbst um einige Decimeter bei aufrechtem Wuchse sich erhebt oder überhaupt im Raume sich fortbewegt, so darf man diese Bewegung nicht etwa diesem sogenannten Spitzenwachsthum derselben zuschreiben; vielmehr verhält sich dabei die Knospe in der Hauptsache passiv, denn sie

wird von den unter ihr befindlichen Querzonen der Sprossaxe passiv vorwärts gestoßen: die Bewegung der Sprossknospe im Raum summirt sich aus den Verlängerungen, welche gleichzeitig die Querschnitte der Sprossaxe unterhalb der Knospe erfahren. Ein specielleres Interesse gewinnt diese Betrachtung bei den Wurzeln; auch bei ihnen ist das sogenannte Spitzenwachsthum ein sinnloser Ausdruck, auch bei ihnen wird der von der Wurzelhaube bedeckte Vegetationspunkt ganz passiv vorwärts gestoßen durch die Verlängerung der hinter ihm liegenden älteren Querzonen der Wurzel; nur ist in diesem Fall die Länge des wachsenden Stückes auffallend kurz, 2—10 Millim. lang, was aber durchaus zweckmäßig erscheint, wenn es sich darum handelt, die Wurzelspitze im festen Erdreich vorwärts zu stoßen: die Wurzel verhält sich in dieser Beziehung wie ein Nagel, der durch Hammerschläge in festes Holz eingetrieben wird. Wo diese Rücksicht auf die mechanischen Verhältnisse der Fortbewegung der Wurzelspitze nicht nöthig ist, da finden wir auch an Wurzeln die Wachsthumsverhältnisse anders. An den langen Luftwurzeln von Aroideen und einer Cissus-Art fand ich[3]) durch Messungen, dass die hinter dem Vegetationspunkt liegende, in Streckung befindliche Region ähnlich wie bei Sprossaxen eine beträchtliche Länge von mehreren Centimetern besitzt; offenbar, weil es hier überflüssig wäre, die den Vegetationspunkt fortstoßende Kraft wenige Millimeter hinter demselben zu concentriren, wie es bei den in fester Erde wachsenden Wurzeln durchaus nöthig ist.

Statt der mehrfach erwähnten Querstriche kann man unter Umständen auch gewisse natürliche Marken zur Orientirung über die Vertheilung des Wachsthums benutzen, vorausgesetzt freilich, dass bestimmter Grund zu der Annahme vorhanden ist, dass diese natürlichen Marken anfangs gleichweit entfernt auch zuletzt gleiche Entfernungen einhalten. So benutzte Askenasy[1]) die Blattquirle der Characeen oder was dasselbe bedeutet, die Längen der Internodien, um die räumliche und zeitliche Veränderung des Wachsthums vom Vegetationspunkt aus bis zu den ausgewachsenen Stellen hin kennen zu lernen. Ebenso kann man bei beliebigen anderen Stengeln mit zahlreichen Internodien, welche schließlich aber gleiche Länge erreichen müssen, die Wachsthumszustände des einzelnen Internodiums gewissermaßen auseinandergelegt wieder finden in den jeweilig existirenden Wachsthumszuständen aller überhaupt noch in Verlängerung begriffenen Internodien. Es leuchtet ein, dass ein derartiges Verfahren nicht möglich wäre, wenn der Natur der Pflanze entsprechend die verschiedenen Internodien überhaupt verschiedene Längen erreichen oder sonst in ihren Wachsthumsverhältnissen sich unterscheiden. — An Organen, deren Vegetationspunkt von einer Scheitelzelle gekrönt ist, die entweder durch Querwände eine Reihe von Segmenten oder durch schiefe Theilungen 2—3 Segmentreihen bildet, kann man die Länge der zwischen je zwei Segmentwänden liegenden Oberfläche ähnlich benutzen, wie den zwischen zwei

künstlich gemachten Querstrichen liegenden Raum. Vorausgesetzt, w
auch in der Hauptsache zutrifft, dass die auf einander folgenden Segme
gleiche ursprüngliche Längen haben, lässt sich aus den Längenverhältnis
der über einander liegenden Segmente der Gang des Wachsthums be
theilen. Unter Umständen bei sehr einfachen, nur aus einer Zelle bes
henden Organen kann man ebenso gewisse gleichmäßig vertheilte Skulpt
verhältnisse der Zellwand zur Beurtheilung der Art und Weise benutz
wie das Wachsthum zwischen denselben fortschreitet. Indessen sind di
natürlichen Hilfsmittel nur gelegentlich bis jetzt benutzt worden.

Nimmt man an, dass in der ganzen Länge der wachsenden Regi
einer Sprossaxe oder Wurzel oder auch in einem Theil dieser Länge
irgend einer Zeit das Wachsthum ein wenig rascher auf der einen Sei
stattfindet als auf der entgegengesetzten, so leuchtet ein, dass dadurch ei
Krümmung entstehen muss, die um so schärfer hervortritt, je größer d
Unterschied in der Verlängerung der beiden entgegengesetzten Seiten is
Derartige Erscheinungen sind nun in der That ganz gewöhnlich währen
des Längenwachsthums zu beobachten, sie werden als Nutationen be
zeichnet und um so leichter wahrgenommen, je länger die wachsend
Strecke und je ausgiebiger die Verlängerung selbst ist. Besonders deutlic
treten die Nutationen daher auf bei rasch emporwachsenden Blüthen
stengeln; die blattlosen Blüthenschäfte der Alliumarten z. B. unserer ge
meinen Küchenzwiebel findet man, solange sie noch im Längenwachsthu
begriffen sind, immer nach einer Seite hin gebogen, oft so, dass sie meh
als einen Halbkreis beschreiben und die dünnen Blüthenschäfte von Alliu
rotundum u. a. Arten machen auf diese Weise sogar Schlingen von meh
als einem ganzen Kreisumfang. Schließlich aber, wenn das Wachsthum z
Ende geht, richten sie sich vollständig auf und stehen völlig gerade d
Beobachtet man nun solche nutirende Blüthenstengel von Stunde zu Stund
und wo möglich in einem finsteren Raum, um heliotropische Wirkunge
des Lichtes auszuschließen, so bemerkt man bald, dass die Krümmun
nicht immer dieselbe bleibt, sondern in der Weise wechselt, dass die Seit
welche vorher die concave war, nach einigen oder vielen Stunden conve
wird, wobei natürlich der überhängende Gipfel sich nach der entgegen
gesetzten Seite hinneigt; zwischen hinein wird auch bald die eine bal
die andere Seite des Stengels convex, so dass der Gipfel nach und nac
gegen alle Himmelsgegenden sich richtet und in besonders exquisiten Fälle
schreitet die Veränderung so fort, dass er nach und nach in einem Krei
herumgeführt wird oder besser eigentlich in Form einer aufsteigende
Schraubenlinie sich bewegt, weil während dieser rotirenden Nutation ein
beständige Verlängerung, also ein Aufsteigen des Gipfels im Raume stattfinde

Nach dem vorhin Gesagten erklärt sich die geschilderte Erscheinun
also dadurch, dass bald die eine, bald die andere Seite des Organs rasche
als die übrigen sich verlängert. Findet dies abwechselnd zwischen zwe

gegenüberliegenden Seiten statt, so neigt der Gipfel bald nach links, bald nach rechts; kommen aber am Umfang des Organs fortschreitend nach und nach verschiedene Seiten an die Reihe, so wird der überneigende Gipfel im Raum rotiren müssen. Letzteres wird aber einigermaßen regelmäßig nur bei streng radiär gebauten orthotropen Sprossaxen beobachtet. So fand ich es z. B. außer bei den Alliumschäften auch am Blüthenstamm von Brassica napus (Raps) und dem Stengel von Linum usitatissimum (Lein), wie ich bereits in meinem Handbuch der Experimental-Physiologie 1865 p. 514 angeführt habe[5]). Die fragliche Erscheinung ist, wie spätere Beobachtungen gezeigt haben, zwar bei orthotropen und rasch in die Länge wachsenden Organen sehr verbreitet, es ist aber gewiss eine ungerechtfertigte Übertreibung von Seiten DARWINS, der sie als Circumnutation bezeichnet, dieselbe als eine ganz allgemeine allen wachsenden Organen zukommende Eigenschaft zu betrachten; vor Allem gilt es sicherlich nicht von normal und kräftig wachsenden Wurzeln. Dass DARWIN gerade diesen die Circumnutation zuschreibt, beruht auf sehr mangelhafter Beobachtung, denn es lässt sich leicht beweisen, dass seine Wurzeln unrichtig cultivirt und krank waren; ich hatte längst vor DARWINS Beobachtungen gezeigt, dass Wurzeln von Landpflanzen in feuchter Luft wachsend sehr bald erkranken, abnorme Zustände annehmen und dann auch starke Nutationen zeigen können, die aber bei normal in feuchter Erde oder in Wasser wachsenden Keimwurzeln nicht zu beobachten sind.

Sehr auffallend sind die Nutationen während der Entfaltung der meisten Laubblätter: solange dieselben der Knospe am Gipfel des Sprosses angehören, wächst ihre Hinterseite (Außenseite oder später Unterseite) stärker, worauf eben die Bildung der Knospe beruht. Wenn nun die ältesten äußeren Blätter einer Knospe sich entfalten sollen, so beginnt das Längenwachsthum, wozu wir in diesem Fall auch das Flächenwachsthum der Blattspreite rechnen können, auf der Innenseite (der späteren Oberseite) stärker zu werden als das der Rückenseite und zwar solange, bis das Blatt eine horizontale oder schiefe Lage angenommen hat, in der es nun verharrt. Bei den meisten einfacher geformten Laubblättern hat der Vorgang wenig Auffallendes, bei den großen complicirt gebauten der Farne und mancher Cycadeen dagegen sind die jungen Blätter nach dem Vegetationspunkt hin schneckenförmig eingerollt, wobei auch die Seitentheile der Lamina, jeder für sich, seitliche Einrollung zeigen. Mit zunehmendem Wachsthum streckt sich nun von unten anfangend und nach oben hin fortschreitend der Blattstiel und Mittelnerv, ebenso die seitlichen Blatttheile gerade, so dass in mittleren Entfaltungszuständen der obere jüngere Theil des Blattes noch schneckenförmig eingerollt, der untere aber bereits entfaltet, flach ausgebreitet ist, bis endlich auch der oberste Theil des Blattes sich vollständig entrollt und ausbreitet; doch giebt es verschiedene Farne, bei denen das obere Ende des Blattes fortwährend diese Einrollung beibehält, weil an

seinem Gipfel ein Vegetationspunkt vorhanden ist, durch welchen ein so ches Blatt zu einem sogenannten unbegrenzten Längenwachsthum befä higt ist.

Ganz ähnlich wie die Farnblätter verhalten sich betreffs ihrer Nutatic die langen, fadenförmigen, auch verzweigten Ranken der kürbisartige Pflanzen: in ihrer Jugend zwischen den Blättern der Knospe verborge sind sie mit zahlreichen Windungen schneckenförmig eingerollt, um sic von unten nach oben fortschreitend später völlig aufzurollen und gerad zu strecken; hierbei bleibt es jedoch nicht, sondern es treten nun währen des noch mehrere Tage andauernden Längenwachsthums Nutationen ei wobei die Ranke sich ähnlich wie die vorhin beschriebenen Blüthenstenge successive nach allen Richtungen hin überneigt. Welchen Vortheil nich nur diese, sondern auch alle anderen Ranken von dieser Nutation ziehen werden wir später bei den Reizerscheinungen derselben näher betrachten Dort werde ich auch ausführlicher zeigen, dass die noch immer zum Theil räthselhaften Bewegungen schlingender Sprossaxen, wie die des Hopfens, der Winde, der Aristolochien, Akebia, Menispermum und viele andere wenigstens zum Theil auf bloßen Nutationen beruhen oder durch solche eingeleitet werden: schneidet man 20—30 Centim. lange Sprossgipfel schlingender Pflanzen ab, die vorher noch nicht um eine Stütze gewunden waren und stellt man sie einzeln in hohe Glascylinder mit ein wenig Wasser, so wachsen sie Tage lang kräftig fort und krümmen sich dabei in Form einer Spirale, die nicht selten 3—4 und mehr Windungen erkennen lässt. Doch komme ich auf Einzelheiten noch zurück, da ich diese Erscheinung nur als einen besonderen Fall der Nutation erwähnen wollte[6].



Fig. 347. Nutation der Staubfäden von Dictamnus Fraxinella; die mit noch nicht geöffneten Antheren sind abwärts, die mit geöffneten aufwärts gekrümmt.

Wie von der Nutation der Ranken und Schlingpflanzen, welche für die Lebensweise dieser Pflanzen unentbehrlich ist, ziehen zahlreiche Pflanzen anderen Vortheil von den oft sehr lebhaften Nutationen ihrer Staubgefäße. Es ist eine ganz gewöhnliche Erscheinung, zumal bei großen Blüthen mit langen Staubgefäßen, dass diese letzteren um die Zeit, wo die Antheren ihren Pollen entleeren sollen, verschiedene Krümmungen durch ihr eigenes Wachsthum erfahren, was man z. B. ungemein deutlich bei der spanischen Kresse (Tropaeolum) und noch mehr bei dem Dictamnus Fig. 347 wahrnimmt. Diese Nutationen der Staubgefäße, denen sich häufig entsprechende

Bewegungen der Narbenschenkel beigesellen, verfolgen im Allgemeinen den Zweck, den Staubbeuteln diejenige Lage in der Blüthe zu geben, welche bei der Übertragung des Pollens durch Insekten von einer Blüthe auf die Narbe einer anderen nothwendig ist. — So bieten uns die Nutationen ein lehrreiches Beispiel dafür, wie eine durch das Wachsthum bedingte, an und für sich aber unnütze Thätigkeit der Pflanze sich sehr verbreitet vorfindet, wie aber dann gewisse Pflanzenformen diese Bewegung weiter ausbilden und für sich nutzbar machen, bald um als Kletterpflanzen zu leben, bald um ihre Befruchtung zu sichern.

Die Mehrzahl der schlingenden Sprossaxen zeigt Torsionen, d. h. wenn Kanten oder Riefen an den Stengelgliedern vorspringen, die anfangs mit der Wachsthumsaxe parallel laufen, so findet man dieselben später an den ausgewachsenen Internodien in Form von Schraubenlinien die Sprossaxe umlaufend wieder. Es ist leicht, an Internodien, welche im Wachsthum begriffen sind, zu sehen, wie nach und nach die Torsion entsteht und fortschreitet; sehr schwer aber wäre es, ohne große geometrische Weitläufigkeiten die Wachsthumsvorgänge bezeichnen zu wollen, durch welche die Torsionen zu Stande kommen. Eine hinreichend klare Vorstellung macht man sich davon, wenn man etwa einen geraden Kautschukschlauch oder ein Bleirohr mit dem einen Ende irgendwo befestigt, das andere Ende mit den Fingern oder einer Zange umfasst und nun dreht. Hierbei werden die oberflächlich liegenden Schichten des Körpers einer Verlängerung unterworfen, während die Axe oder Mittellinie derselben gar keine Verlängerung oder wenn man zugleich in dieser Richtung zieht, doch eine schwächere erfährt. Es leuchtet ein, dass etwas Aehnliches durch die Wachsthumsvorgänge während der Torsion eines Stengel eintreten muss.

Da nun die von der Knospe eines schlingenden Stammes rückwärts liegenden Internodien durch das Wachsthum zur Torsion veranlasst werden, so müssen die Knospe und die jüngsten noch nicht tordirten Internodien in eine passive Drehung oder Rotation um ihre eigene Axe versetzt werden — eine Bewegung, die man leicht constatiren kann, wenn man eines der jüngeren Blätter von Stunde zu Stunde beobachtet, wobei sich nun zeigt, dass dasselbe erst auf der Oberseite, dann z. B. auf der linken Flanke, später auf der Unterseite, schließlich auf der rechten Flanke des schief oder horizontal frei schwebenden Sprossgipfels sich befindet. Die Torsionen der Schlingpflanzen müssen irgendwie mit dem sehr starken und lang andauernden Längenwachsthum ursächlich zusammenhängen; denn auch bei sonst nicht schlingenden und im normalen Zustand durchaus nicht tordirten Sprossaxen kann man durch Steigerung des Längenwachsthums Torsionen hervorrufen[7]). Ich habe schon vor 20 Jahren in diesem Sinne darauf hingewiesen, dass die Keimstengel von Kürbis, Buchweizen u. a. Pflanzen, wenn man sie in tiefer Finsterniss wachsen lässt, wobei sie eine enorme Länge erreichen, sehr deutliche Torsionen zeigen und in Folge der

damit verbundenen Bewegungen sich zuweilen um benachbarte gleiche Objekte so herumwinden, wie etwa zwei parallel neben einander liegende tordirte Bindfäden sich von selbst um einander wickeln.

Es ist eine oft aufgeworfene Frage, ob und welcher Unterschied des Pflanzenwachsthums bei Tag und bei Nacht vorhanden sein mag. Die Frage ist an sich mehr von praktischem als theoretischem Interesse. Ihre experimentelle Bearbeitung, die ich in den Jahren 1870 und 71 durchführte, gab mir jedoch Gelegenheit, mich tiefer in die schwierigen Probleme des Wachsthums einzulassen, denn es zeigte sich bald, dass die scheinbar so harmlose Frage nur dann zu beantworten ist, wenn man alle äußeren und inneren Faktoren des Wachsthums kennt und sorgfältig gegen einander abwägt und da meine betreffende Abhandlung: »Über den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichtes auf die stündlichen und täglichen Änderungen des Längenwachsthums der Internodien« zuerst eine feste Basis für die Forschungen in dieser Richtung gegeben hat und zum Ausgangspunkt verschiedener Untersuchungen in den letzten 10 Jahren geworden ist, dürfte es sich empfehlen auf den Inhalt dieser Abhandlung etwas näher einzugehen[8]).

»Der Einfluss, sagte ich, welchen die veränderliche Lufttemperatur und der periodische Wechsel von Tageslicht und nächtlicher Dunkelheit auf das Längenwachsthum der Internodien und Blätter geltend macht, nachdem dieselben aus dem Knospenzustand hervorgetreten sind, ist vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen; schon Cristoph Jacob Trew publizirte 1727 lange fortgesetzte tägliche Messungen am Blüthenschaft von Agave americana in Verbindung mit Temperatur- und Wetterbeobachtungen; aber erst hundert Jahre später gaben Ernst Meyer (1827) und Mulder (1829) der Forschung in dieser Richtung einen neuen Anstoß, dem dann van der Hopp, de Vries (1847, 1848) und Andere folgten; eingehender wurden die einschlägigen Fragen jedoch von Harting (1842), Caspary (1856), Rauwenhoff (1867) bearbeitet.

»Zu einer definitiven Beantwortung oder auch nur zur Feststellung einer wirklich brauchbaren Methode führten diese übrigens mit Fleiß und Ausdauer angestellten Beobachtungen nicht; die sorgfältige Durchsicht derselben zeigt, dass kaum zwei Beobachter zu demselben Resultat kamen und dass die Auffindung gesetzlicher Beziehungen des Längenwachsthums zur Temperatur und dem Licht sogar unmöglich war, da man sich einerseits die zu beantwortenden Fragen nicht klar und bestimmt genug stellte, andrerseits die hier einfließenden Fehlerquellen und demnach die Schwierigkeiten der Beobachtung mehr oder weniger unbeachtet ließ. Zwischen hinein erschien sogar noch eine Reihe von Mittheilungen, die einfach nur wiederholte Längenmessungen brachten, ohne die äußeren Umstände überhaupt oder genügend zu berücksichtigen, so dass man wohl ein Bild der fortgesetzten Ungleichförmigkeit des Wachsthums in verschiedenen Tagen

und Tageszeiten erhielt, ohne jedoch die Ursachen derselben vezeichnet zu finden: manche Beobachter beschränkten sich sogar darauf, den Unterschied des täglichen und nächtlichen Zuwachses constatiren zu wollen, überlegten aber nicht, dass »Tag« und »Nacht« für die Pflanze verschiedene und sehr variable Complicationen von Wachsthumsbedingungen bedeuten, und dass eine solche Fragestellung unmöglich zur Auffindung gesetzlicher Beziehungen führen kann, so lange man nicht die einzelnen Faktoren, welche in den Begriffen Tag und Nacht für die Pflanze enthalten sind, kennt; in diesem Sinne mehr oder weniger unbrauchbar für unseren Zweck z. B. sind die Mittheilungen von SEITZ, MEYEN, MARTINS, DUCHATRE.

»Ich habe mich, wenn auch mit großen Unterbrechungen, seit 1869 zunächst mit der Ausbildung genauerer Beobachtungsmethoden beschäftigt und die zu beantwortenden Fragen besser zu sondern und klarzustellen gesucht«.

Dies geschah nun durch folgende Betrachtungen: »Mit wenigen Ausnahmen hat die Mehrzahl der Beobachter des Längenwachsthums Pflanzentheile ausgewählt, welche durch sehr beträchtliche Zuwachse in kurzen Zeiten sich auszeichnen; ganz besonders waren es die mächtigen Blüthenstämme der Agaven, die wegen ihres raschen Wachsthums wiederholt gradezu den äußeren Anlass zu derartigen Beobachtungen darboten; man war auf solche Objekte angewiesen, weil man sich begnügte, die Längenzuwachse einfach mit dem Maßstab zu messen, den man unmittelbar an die beobachteten Pflanzentheile anlegte. Wenn nun auch zuzugeben ist, dass bei rasch wachsenden Pflanzen auf diese Weise hinreichend genaue Messungen in ein- oder mehrstündigen Zeiträumen zu machen sind, so treten dabei doch andere Übelstände auf, von denen ich nur zwei besonders hervorheben will: erstens sind nämlich Pflanzen, welche so schnell wachsen, dass man täglich auch nur vier bis sechs hinreichend genaue Messungen machen kann, selten zu haben; man ist dem Zufall preisgegeben und eine methodisch zusammenhängende Beobachtungsreihe ist kaum durchführbar; zweitens sind derartige Pflanzen (wie die Agaven, Musaceen, Victoria regia) meist von so beträchtlicher Größe, dass man genöthigt ist, die Beobachtungen im Gewächshause oder gar unter freiem Himmel vorzunehmen, also unter Umständen, wo sie sehr großen, unregelmäßig wechselnden Schwankungen der Temperatur und des Lichts, der Luft- und Bodenfeuchtigkeit unterworfen sind, welche in angemessener Weise zu regeln und zu beherrschen der Beobachter ganz außer Stande ist. Die Vergleichung der früheren Beobachtungen zeigt, dass diese Umstände wesentlich dazu beigetragen haben, die Resultate nicht nur verschiedener Forscher, sondern auch die desselben Beobachters verschieden und einander widersprechend ausfallen zu lassen.

»Aus diesen Gründen hielt ich es für die nächste Aufgabe, eine Beob-

achtungsmethode zu finden, die es erlaubt, beliebige, auch langsam wachsende kleine Pflanzen mit hinreichender Genauigkeit womöglich stündlich zu messen. Geeignete Objekte, die sich der Aufgabe vollständig anschmiegen sind auch in diesem Falle noch schwierig genug zu haben, aber doch durch vorsichtige Kultur in Töpfen zu beschaffen: besitzt man sie aber einmal, so kann man sie im Zimmer unter beliebig veränderten Bedingungen der Beobachtung unterwerfen.

»Die Fragestellung entspringt hier, wie bei allen experimentellen Untersuchungen, aus der Erwägung der bereits bekannten einschlägigen Erscheinungen, aus denen sich auf die möglicherweise zu erwartenden Resultate schließen lässt.

»Kommt es darauf an, den Gang des Längenwachsthums eines Pflanzentheiles so kennen zu lernen, dass man nicht nur ein zusammenhängendes Bild desselben von Anfang bis zu Ende erhält, sondern auch die Wirkungen zu beurtheilen vermag, welche bestimmte Schwankungen der Temperatur, der Beleuchtung und der Feuchtigkeit hervorbringen, so ist es durchaus nöthig, die Zuwachse in kurzen d. h. in ein-, zwei- oder dreistündigen Zeiträumen zu messen und zugleich zu wissen, wie der Gang des Wachsthums sich verhalten würde, wenn diese äußeren Ursachen sämmtlich constant wären.

»Dass in der Pflanze selbst Ursachen thätig sind, welche ganz unabhängig von dem Wechsel äußerer Bedingungen das Längenwachsthum bald beschleunigen, bald retardiren, war ohnehin zu vermuthen und ließ sich zum Theil aus dem bisher Bekannten entnehmen. Schon HARTING fand, dass die Hopfenstengel anfangs langsam, dann immer rascher wachsen, ein Maximum der Geschwindigkeit erreichen und dann wieder immer langsamer wachsen bis endlich das Wachsthum aufhört; auch MÜNTER erkannte, obgleich seine zahlreichen Beobachtungen bei sehr schwankenden Temperaturen gemacht waren, diese Thatsache, die er mit den Worten ausdrückt: »dass außer dem täglichen aus Exacerbation und Remission zusammengesetzten Rythmus auch eine Zunahme, Höhe und Abnahme (incrementum, acme, decrementum) der Intensität des Wachsthums stattfindet. Die rythmisch producirten Längen nehmen anfangs zu, steigen zu einer gewissen Höhe und nehmen dann ab bis zum völligen Aufhören«. Am bestimmtesten hat bisher RAUWENHOFF die Thatsache ausgesprochen, dass im Lauf einer Vegetationsperiode das Wachsthum der Stengel erst zunimmt, ein Maximum erreicht und dann langsam bis auf Null sinkt.

Ich zeigte nun aus den Angaben von HARTING, MÜNTER, RAUWENHOFF die Existenz einer großen Periode des Wachsthums und wies dieselbe für einzelne Querzonen von Stengeln und Wurzeln nach — eine Thatsache, die wir ja oben schon kennen gelernt haben. Die später mehrfach, wenn auch ohne genügenden Erfolg von verschiedenen Beobachtern noch weiter con-

statirten, wahrscheinlich vorwiegend durch innere Änderungen bewirkten unregelmäßigen Schwankungen des Wachsthums wurden in dieser Abhandlung ebenfalls zum ersten Male von mir zur Sprache gebracht: »Bietet nun die große Curve des Wachsthums ein Beispiel dafür, wie die Wachsthumsgeschwindigkeit eines Pflanzentheils unabhängig von äußeren Einflüssen, ja trotz derselben sich gleichmäßig ändert, so ist andrerseits hervorzuheben, dass die starken Schwankungen der Längenzuwachse, welche man bei halbstündigen oder stündigen Beobachtungen wahrnimmt, noch auf andere innere Ursachen hinweisen, welche ebenfalls unabhängig von äußeren Einflüssen die Wachsthumsgeschwindigkeit mitbestimmen. Diese Erscheinung habe ich als »stoßweise Änderungen des Wachsthums« bezeichnet«.

»Ich zweifle nicht, dass die Kenntniss der großen Periode sowohl, wie die der stoßweisen Änderungen des Wachsthums später einmal für eine Theorie der Mechanik des Wachsthums von bedeutendem Nutzen sein wird; hier indessen habe ich beide Erscheinungen nur deshalb hervorgehoben, weil ihre Kenntniss durchaus nöthig ist, wenn man die Wirkungen äußerer Einflüsse auf das Längenwachsthum aufsucht und weil durch sie die experimentelle Feststellung gesetzlicher Beziehungen auf das äußerste erschwert wird. Setzt man z. B. den Fall, man beobachte ein wachsendes Internodium bei constanter Feuchtigkeit und Finsterniss, aber bei wechselnder Temperatur, so werden die in längeren Zeiten z. B. Tagen erhaltenen Verschiedenheiten der Zuwachse nicht ohne Weiteres als Funktionen der verschiedenen Temperaturen aufzufassen sein, da sich gleichzeitig die Phase der großen Periode ändert; es kann kommen, dass der höheren Temperatur (unterhalb des Optimums) ein geringerer stündlicher oder Tageszuwachs entspricht, weil sich das Internodium zu dieser Zeit in einem Zustand befindet, wo es überhaupt weniger wachsthumsfähig ist. Es liegt nun nahe, die Schwierigkeit dadurch zu vermeiden, dass man die Pflanze rasch nach einander verschiedenen Temperaturen aussetzt, um die Phasendifferenz der großen Periode auf ein Minimum zu reduciren; allein die stoßweisen Änderungen des Wachsthums, welche ganz unregelmäßig eintreten, können den Effekt der Temperatur auf den Zuwachs bald steigern, bald vermindern, ohne dass man in der Lage wäre, zu entscheiden, wie viel auf Rechnung des Einen und des Anderen zu setzen ist. Ganz dieselben Schwierigkeiten werden sich bei constanter Temperatur in Bezug auf die Wirkung variabler Beleuchtung oder Feuchtigkeit in kurzen Zeiträumen wiederholen«.

»Diese Verwickelung mit inneren Störungen da, wo es sich darum handelt, die Wirkungen äußerer Agentien auf das Wachsthum kennen zu lernen, macht es nicht nur nöthig, die Zahl der Beobachtungen außerordentlich zu häufen, sondern sie bringt es auch mit sich, dass man nur selten im Stande ist, aus den stündlichen Zuwachszahlen irgend eine gesetzliche

Beziehung abzuleiten; um dieß mit Sicherheit zu erreichen, ist es vielmehr nöthig, die Zahlenwerthe als Coordinaten zu verzeichnen; die Curven, richtig construirt, lassen dann gewöhnlich die ursächlichen Bedingungen klar hervortreten«. Ich zeigte nun weiter, in welcher Weise die Feuchtigkeit der Umgebung durch ihren Einfluss auf den Turgor der Zellen die Wachsthumsgeschwindigkeit mit beeinflussen kann und wie bei derartigen Betrachtungen darauf Rücksicht zu nehmen ist. Für's zweite bedurfte ganz besonders die Einwirkung der Temperatur auf das Wachsthum einer näheren Betrachtung, die ich in folgenden Worten gab: »Dass das Wachsthum erst dann beginnt, wenn eine gewisse niedere Temperatur (der specifische Nullpunkt) überschritten wird, dass es um so mehr beschleunigt wird, je höher die Temperatur liegt, dass bei einer gewissen höheren Temperatur, Optimaltemperatur, (zwischen 20 und 30° C.) ein Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit eintritt, während bei noch weiterer Steigerung der Temperatur die Zuwachse wieder abnehmen, habe ich früher für Keimpflanzen dargethan und Köppen hat dies in seiner erwähnten Arbeit bestätigt. Übrigens hatte schon Harting (1842) ein derartiges Verhalten für die Hopfensprosse aus seinen Beobachtungen gefolgert, ohne jedoch zwingende Beweise dafür beizubringen.

»Diese Thatsachen sind für die uns vorliegende Aufgabe nur insofern zu verwerthen, als man zunächst beachten muss, dass Temperaturen unterhalb des specifischen Nullpunktes überhaupt keine Wirkung auf das Wachsthum üben oder besser gesagt, dasselbe nicht zu Stande kommen lassen, und dass eine Erwärmung bis über die Optimaltemperatur schädlich wirkt. Da jedoch im natürlichen Verlauf der Dinge Temperaturen oberhalb des Optimums nur selten vorkommen, bei Experimenten aber vermieden werden können, so will ich im Folgenden ganz davon absehen und unter höheren Temperaturen nur solche unterhalb des Optimums, also günstigere, verstehen. Dass selbst innerhalb dieser Grenzen eine einfache Beziehung zwischen Temperatur und Wachsthumsgeschwindigkeit nicht besteht, geht schon aus Hartings Forschungen hervor, wurde von mir (a. a. O.) für Keimpflanzen ausführlich nachgewiesen und ist schon deshalb einleuchtend, weil bei der Existenz der großen Periode und den stoßweisen Schwankungen des Wachsthums eine einfache Proportionalität zwischen Wachsthum und Temperatur undenkbar ist, wenn es sich um einen und denselben Pflanzentheil zu verschiedenen Zeiten handelt. Es lässt sich bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse eben nur so viel sagen, dass vom specifischen Nullpunkt ausgehend bis zum Optimum die Wachsthumsgeschwindigkeit um so größer ist, je höher die einwirkende Temperatur liegt«.

»Wenn man von der Wirkung der Temperatur auf das Wachsthum redet, so setzt man stillschweigend voraus, dass die durch das Thermometer angezeigte Temperatur auch wirklich in dem wachsenden Pflanzentheil vorhanden ist. Handelt es sich dabei um Wurzeln, welche in Erde wachsen

und um ein zwischen denselben in die Erde gestecktes Thermometer, so ist die Annahme gewiss gerechtfertigt; nicht so wenn man die Temperatur der Luft nach einem in der Luft aufgehängten Thermometer mit dem Wachsthum eines in der Luft befindlichen Pflanzentheiles vergleicht. Da sowohl die Thermometerkugel wie der Pflanzentheil ihre Temperatur der Wärmeleitung und der Strahlung verdanken, diese aber bei beiden gewiss erheblich verschieden sind, so wird schon aus diesem Grunde nur selten der Fall eintreten, dass die Temperatur des wachsenden Gewebes durch das daneben hängende Thermometer genau angegeben wird. Dazu kommt, dass in einer nicht ganz mit Wasserdampf gefüllten Luft die Pflanze transpirirt und sich dabei abkühlt, was an dem trockenen Thermometer nicht stattfindet; andrerseits ist es aber gewiss, dass ein nasses Thermometer durch die Verdunstung viel stärker abgekühlt wird als die Pflanze, deren Verdunstung im Verhältniss zur Oberfläche und Masse viel geringer ist. Hat man daher nicht Gelegenheit, das Thermometer in das beobachtete Internodium selbst einzusenken, und das ist bisher nie geschehen, bei kleinen Pflanzen auch unmöglich, so giebt das Thermometer neben der Pflanze nur in sehr ungenügender Weise die Temperatur derselben an. Beobachtet man unter freiem Himmel, bei bewegter Luft und bei raschem Temperaturwechsel oder unter Verhältnissen, wo die beobachtete Pflanze direkt von der Sonne beschienen wird, so wird die Temperatur der Pflanze nicht selten eine von der des Thermometers sehr verschiedene sein; auch diese Fehlerquelle wird auf ein Minimum herabgedrückt, wenn man in einem Zimmer, bei ruhiger Luft, langsamer und geringer Temperaturschwankung und in diffusem Licht beobachtet. Weiter unten werde ich die Mittel angeben, die ich anwandte, um diesen Beobachtungsfehler möglichst unbeträchtlich zu machen«.

»Ganz abgesehen davon, dass unter Umständen die Temperatur eines wachsenden, oberirdischen Pflanzentheils auch von der Temperatur des durch die Wurzeln aufgenommenen Wassers und durch Wärmeaustausch mit dem Boden verändert werden kann, ist der Einfluss des Bodens noch in anderer Beziehung von Gewicht. Unterliegt die Luft und mit ihr der oberirdische Pflanzentheil raschen und kräftigen Temperaturschwankungen, so machen sich diese nur langsam und in geringer Stärke im Boden und an den Wurzeln geltend; dadurch kann aber die Turgescenz der Pflanze verändert werden; ist z. B. der Boden sehr warm, so nehmen die Wurzeln viel Wasser auf und der Turgor steigert sich, wenn die Temperatur der Luft nicht hinreicht eine kräftige Verdunstung zu veranlassen (so ist es z. B. am Abend nach einem warmen Tage), umgekehrt wird der Turgor vermindert, wenn bei niederer Bodentemperatur die Wurzeln das Wasser langsam aufnehmen, während ein warmer Wind oder Sonnenschein die Blätter zu starker Transpiration anregt (so z. B. nach Sonnenaufgang nach einer kalten Nacht). Von den so bewirkten Änderungen des Turgors aber wird die beob-

achtete Wachsthumsgeschwindigkeit mit beeinflusst sein. — Bei Beobachtung im Freien werden auch diese Verhältnisse das Resultat betreffs der Temperaturwirkung, die man untersucht, bis zur Unkenntlichkeit entstellen können, und auch in diesem Sinne empfiehlt sich wieder die Beobachtung im Zimmer, bei ruhiger Luft, bei sehr langsamen und geringen Temperaturschwankungen, denen die Erde des Blumentopfes folgen kann; wenn auch unter solchen Verhältnissen die Temperatur derselben meist um einige Grade tiefer liegt als die der Luft, so ist doch die Differenz gering und fast constant, d. h. die als Curven verzeichneten Temperaturen der Luft und der Erde (im Topf) laufen fast parallel über einander hin«.

Eine dritte Art von Einwirkungen, welche den täglichen Gang des Wachsthums beeinflussen, liegt in dem Wechsel von Licht und Finsterniss, in der ab- und zunehmenden Lichtintensität: »Leider haben wir, sagte ich, noch keine brauchbare Methode, die so sehr wechselnden Lichtintensitäten so zu messen, dass die Messungen für die beobachtete Pflanze unmittelbare Geltung haben; Messungen der mit dem Auge wahrnehmbaren Helligkeit würden, auch wenn sie bequem ausführbar wären, etwas anderes darbieten, als das gesuchte Maß derjenigen Lichtstrahlen, welche das Längenwachsthum beeinflussen; dies sind nämlich, wie direkte Beobachtung und der Heliotropismus im farbigen Licht zeigt, die blauen, violetten und ultravioletten, also die unpassenderweise sogenannten chemischen Strahlen, für welche Bunsen und Roscoe eine Messungsmethode ausgebildet haben, deren Handhabung für unsere Zwecke übrigens mit großen Schwierigkeiten verbunden sein würde. Da sich aus den von ihnen gemachten Bestimmungen ergiebt, dass die »chemische Intensität« des Tageslichtes im Allgemeinen von Sonnenaufgang bis Mittag rasch zunimmt, um von da bis Sonnenuntergang wieder ebenso rasch abzunehmen und da dies für den von mir verfolgten Zweck einstweilen hinreicht, so habe ich photochemische Messungen nicht vorgenommen«.

Aus diesen Betrachtungen ließ sich nun im Voraus wenigstens vermuthungsweise combiniren, welchen Verlauf die Wachsthumsgeschwindigkeit unter der Einwirkung wechselnder Feuchtigkeit, Temperatur und Beleuchtung möglicherweise nehmen könne, worüber ich mich folgendermaßen aussprach: »Versuchen wir es nun auf Grund der gemachten Erwägungen uns eine Vorstellung von dem Gang des Wachsthums oder seiner graphischen Darstellung, der Wachsthumscurve, eines Internodiums zu machen, welches den wechselnden und verschiedenen Wachsthumsursachen zunächst in freier Luft ausgesetzt ist, so leuchtet sofort ein, dass die Wachsthumscurve die mannigfaltigsten Formen annehmen kann, je nachdem die verschiedenen Ursachen in gleichem oder entgegengesetztem Sinne wirken, je nachdem sich das wachsende Glied in dieser oder jener Phase seiner großen Periode befindet. Um hier sogleich die oft aufgeworfene Frage zu behandeln, ob das Wachsthum Nachts stärker oder schwächer sei als am

age und ihren wahren Sinn klar zu legen, versuchen wir eine Analyse der urch die Worte Tag und Nacht bezeichneten Combinationen von Wachsıumsursachen und ihren Wirkungen. Gewöhnlich ist die mittlere Tagestemeratur höher als die mittlere Nachttemperatur; es müsste dementsprechend as Wachsthum am Tage ausgiebiger sein als in der Nacht; das Tageslicht edoch wirkt in entgegengesetztem Sinn und es wird darauf ankommen, b die Intensität der wirksamen Strahlen hinreicht, die Temperaturwirkung ufzuheben; es wird sich der Erfolg auch wahrscheinlich nach der specischen Natur der Pflanzen richten, denn es ist denkbar, dass manche Pflanen für Licht empfindlicher sind als andere. Auch ist am Tage die psychrometrische Differenz meist größer als in der Nacht, die Transpiration also gesteigert, und es kann leicht eintreffen, dass der Turgor am Tage geringer ist als Nachts, wodurch das Wachsthum ebenfalls retardirt wird. Es könnte demnach der Fall eintreten, dass das Wachsthum am Tage trotz der höheren Temperatur doch geringer wäre als in der Nacht und gewiss wird dieses der Fall sein, wenn die Tagestemperatur der Nachttemperatur gleich oder geringer als diese ist. Ist dagegen der Temperaturüberschuss des Tages gegenüber der Nacht ein sehr beträchtlicher, so ist es wahrscheinlich, dass der Einfluss des Lichts und der Verdunstung doch überwogen wird, dass das Tageswachsthum ausgiebiger bleibt als das nächtliche, obgleich dieses durch die Dunkelheit und meist durch höheren Turgor gefördert wird. — Beachten wir ferner noch einige extreme Fälle, die hier möglich sind; es könnte sein, dass die Nachttemperatur höher wäre als die des folgenden Tages, dass zugleich Regenwetter in der Nacht die Turgescenz auf ein Maximum steigert, während am folgenden Tage bei beträchtlicher Helligkeit z. B. ein kalter Wind herrscht; in diesem Falle wird das nächtliche Wachsthum intensiver sein müssen. Im zeitigen Frühjahr oder im Herbst kann es geschehen, dass die Luft Nachts unter den specifischen Nullpunkt der Pflanze sinkt, alsdann vermag die Feuchtigkeit und die Dunkelheit das Wachsthum nicht zu fördern, es tritt Stillstand ein und das Wachsthum erfolgt nur am Tage, wo die Temperatur sich hinreichend über den specifischen Nullpunkt erhebt. — Denken wir uns ferner die äußeren Wachsthumsursachen so vertheilt, dass dieselben für sich allein einen nicht allzubeträchtlichen Unterschied des Wachsthums am Tage und in der Nacht bewirken würden, o kann der Unterschied geradezu ausgeglichen, oder selbst umgekehrt erden durch die verschiedene Wachsthumsfähigkeit der Pflanze zu verchiedenen Zeiten, z. B. durch den Einfluss der Phase der großen Periode; at ein beobachtetes Internodium z. B. Nachts bei sonst ungünstigeren Beingungen sein Maximum der Wachsthumsfähigkeit (den Gipfel der großen urve) erreicht, so kann bei sonst günstigeren Bedingungen am folgenden age das Wachsthum doch kleiner sein«.

»Diese und zahlreiche andere Combinationen sind schon dann möglich, enn man nur die mittleren Werthe von Tag und Nacht vergleicht. Noch

größer wird die Zahl der möglichen Fälle, wenn man sich ein Bild der Ereignisse nach stündlichen Beobachtungen zu machen sucht; denken wir uns die große Curve des Wachsthums eines Internodiums verzeichnet, so werden die stündlichen Änderungen der Temperatur, die stündlichen Änderungen der Lichtintensität und der psychrometrischen Differenz bald in diesem, bald in jenem Sinne den Verlauf der Curve abändern; die bei constanten äußeren Verhältnissen in Form eines einfachen Bogens auf- und absteigende Curve wird sich in eine vielfach und verschieden ausgezackte Linie verwandeln, an deren Zacken man das tägliche und nächtliche Auf- und Abschwanken der Zuwachse mehr oder minder deutlich erkennt; die Größe, Form und Lage dieser Zacken ist das jeweilige Resultat des Zusammenwirkens der Temperatur, Feuchtigkeit und des Lichts«.

»Diese Andeutungen werden genügen, um zu zeigen, wie wenig Sinn es hat, wenn manche Beobachter, ohne genaue Verfolgung der Wachsthumsursachen, einfach feststellen wollen, in welchem Verhältniss das Nacht- und Tageswachsthum zu einander stehen; sie zeigen aber auch, wie schwierig, ja unmöglich es ist, den Einfluss jedes einzelnen mitwirkenden Faktors (der Temperatur, des Lichts, der Feuchtigkeit, der großen Periode, der stoßweisen Schwankungen) aus Beobachtungen erschließen zu wollen, die man unter freiem Himmel oder in Gewächshäusern macht, wo sämmtliche Wachsthumsursachen beständigen und heftigen Schwankungen gleichzeitig unterworfen sind«.

»Die Aufgabe ernster Forschung in dieser Richtung kann vielmehr nur die sein, die Wirkung jeder einzelnen Wachsthumsursache für sich ausführlich zu studiren, woraus sich dann der gewöhnliche und natürliche Verlauf der Erscheinungen genauer als es bisher möglich war, analysiren, combiniren und voraussagen lässt«.

Seit 1869 hatte ich mich vielfach mit vorläufigen Versuchen beschäftigt, um binnen kurzen Zeiten die Zuwachse auch an gewöhnlichen, ziemlich langsam wachsenden Pflanzen mittels neuer Apparate zu messen. Von den in der genannten Abhandlung beschriebenen will ich hier jedoch nur den durch unsere Fig. 348 dargestellten, den ich als das selbstregistrirende Auxanometer bezeichnet habe, kurz beschreiben, da dieses Instrument alsbald nach meiner Publication zum Vorbild zahlreicher anderer Wachsthumsmesser geworden ist, von denen ich nur das von Baranetzky construirte als eine wirkliche Verbesserung betrachten kann. Der Apparat hat vor Allem den Zweck, das Längenwachsthum eines hinreichend kräftigen Stengels in der Weise zu beobachten, dass 1) die wirklichen Verlängerungen für die Beobachtung vergrößert erscheinen, 2) durch den Apparat selbst eine Aufschreibung oder Registrirung der Zuwachse in je einer Stunde stattfindet. Freilich ist es nur nach langer Übung und mit geschickten Händen möglich, einen derartigen Apparat so zu benutzen, dass er wissenschaftlich

ıuchbare Resultate liefert. Auf einem festen Tisch steht ein eiserner, ır fester Ständer *A*, an welchem mittels eines verschiebbaren Querstabes

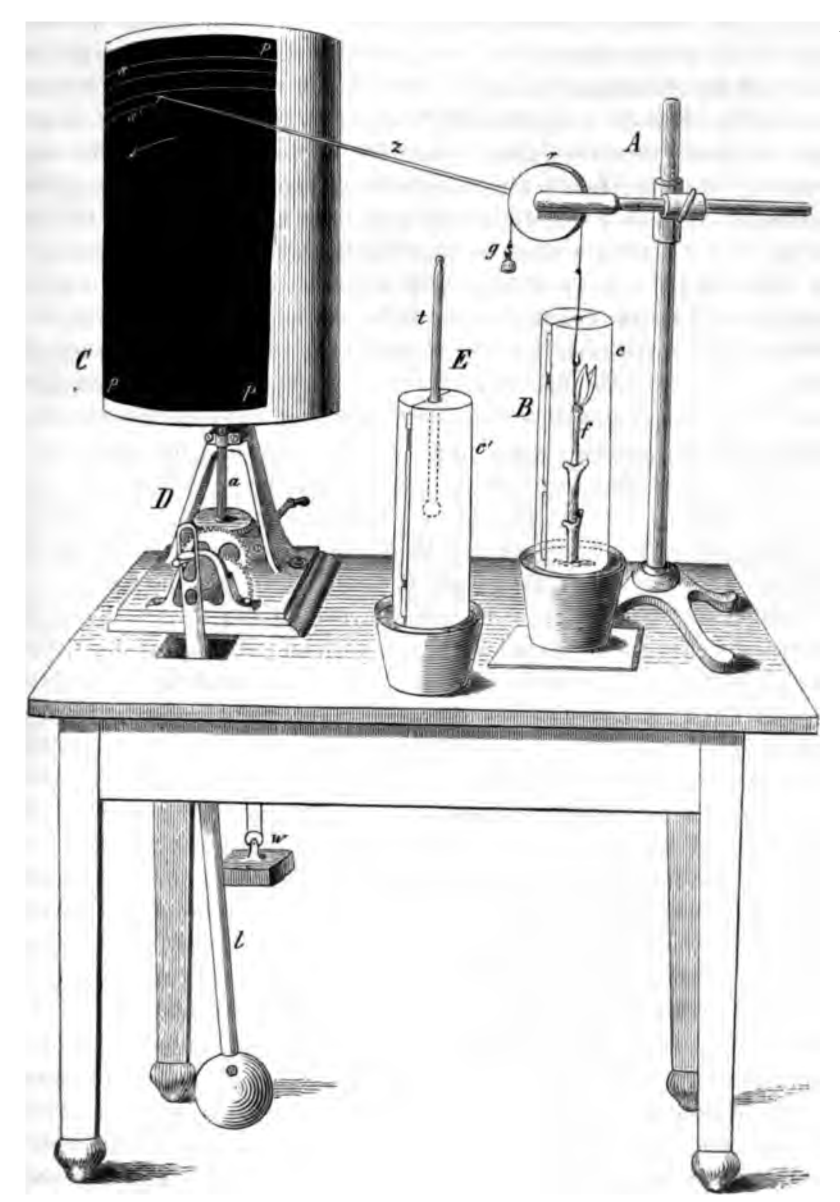


Fig. 348. Das selbstregistrirende Auxanometer in seiner ursprünglichen Form.

Rolle *r* beweglich ist; an der letzteren ist der aus einem Strohhalm behende Zeiger *z* befestigt. Die in einem Topf erwachsene Pflanze *f* ist in sem Fall von einem geeigneten Recipienten *B*, der sich aus einander

klappen lässt und oben eine Öffnung für den Faden besitzt, umgeben, um die wachsende Pflanze zu verdunkeln. Unter der Knospe der letzteren ist mittels einer Schlinge ein schmiegsamer Seidenfaden angebracht, der seinerseits an ein Stück dünnen Drahtes angehakt ist, und oben ist der Draht nochmals mit einem geschmeidigen Seidenfaden verbunden, der seinerseits über die in der Rolle *r* angebrachte Rinne läuft. Das kleine ebenfalls an der Rolle hängende Gewicht *g* dient dazu, der Koppelung eine gleichmäßigere Spannung zu geben. Es leuchtet nun ein, dass wenn die Pflanze *f* sich ein wenig verlängert, die Rolle *r* sich ein wenig nach links herum drehen wird, wobei die Spitze des Zeigers *z* einen entsprechend größeren Weg beschreibt: ist der Zeiger z. B., wie es bei meinem Apparat gewöhnlich der Fall war, zwölfmal so lang als der Radius der Rolle, so wird, wenn die Pflanze um 1 Millim. sich verlängert, der Zeiger einen Weg von 12 Millim. beschreiben müssen, wodurch also für den Beobachter das Wachsthum gewissermaßen vergrößert wird; man könnte nun die Zeigerspitze an einem Kreisbogen von gleichem Radius spielen lassen und an der Graduirung dieses Bogens die successiven Zuwachse beobachten. Um jedoch der stündlichen Beobachtung überhoben zu sein und andere Vortheile zu erzielen, verwendete ich den aus starkem Blech construirten Hohlcylinder *C*, welcher auf der senkrechten Axe *a* des Pendeluhrwerkes *D* so aufgesetzt ist, dass er leicht abgenommen werden kann. *w* ist das Gewicht, *l* das Pendel dieses Uhrwerkes, welches zur Bequemlickeit so eingerichtet wird, dass der Cylinder *C* sich genau in einer Stunde einmal vollständig herumdreht und dass täglich das Uhrwerk nur einmal aufgezogen zu werden braucht. Bevor die Beobachtung beginnt, klebt man auf den Cylinder *C* ein Stück Papier *pp* so auf, dass es keinerlei Falten wirft; das Papier muss auf seiner Außenfläche äußerst glatt sein, um die Bewegung der Zeigerspitze, die darauf zeichnen soll, nicht zu hindern. Bevor man den Cylinder auf das Uhrwerk setzt, führt man ihn mit der Papierseite über einer stark russenden Terpentinölflamme hin und her, bis die glatte Papierfläche vollständig mit Russ bedeckt ist. Nach dem Aufsetzen des Cylinders wird nun der Zeiger *z*, der an seiner Spitze mit einem seitwärts gerichteten Stift versehen ist, so eingestellt, dass der Stift unter dem oberen Rande des Papieres dasselbe leise berührt, und nunmehr das Uhrwerk in Gang gesetzt. Indem sich nun der Cylinder dreht, beschreibt die Zeigerspitze eine Linie *s* auf dem berussten Papier; beginnt dann die zweite Rotation des Cylinders, so ist die Pflanze also nach einer Stunde ein wenig gewachsen, die Zeigerspitze hat sich gesenkt und die zweite Linie, die sie nunmehr auf dem Papier beschreibt, liegt in einer gewissen Entfernung unter der ersten. So wird nun Stunde für Stunde eine neue Linie beschrieben und es leuchtet ein, dass die Entfernungen dieser Linien dazu benutzt werden können, unter Zuhülfenahme gewisser geometrischer Betrachtungen ein genaues Urtheil über die successiven stündlichen Verlängerungen der Pflanze zu gewinnen. Um dies zu

erreichen wird schließlich das Uhrwerk gestellt, das Papier von dem Cylinder abgeschnitten, nachdem man den herabgesunkenen Zeiger an seiner Spitze gefasst und auf dem Papier am Cylinder aufwärts geführt hat, um so den Weg zu bezeichnen, auf welchem die Messungen der Linienabstände vorzunehmen sind. Sofort nach dem Abnehmen wird das berusste Papier durch ein Bad von alkoholischer Colophoniumlösung gezogen, dann getrocknet, worauf die nöthigen Messungen vorgenommen werden können. Hat jedoch der Cylinder einen hinreichend großen Durchmesser und der Zeiger die nöhige Länge, so fallen bei meinem Apparat, wie sich leicht berechnen lässt, die Messungsfehler so klein aus, dass sie überhaupt nicht in Betracht kommen, wenn man sonst nur richtig experimentirt. Zudem habe ich in meiner Abhandlung alle irgend denkbaren Fehlerquellen, die weit mehr in der Natur der Pflanze als im Apparat zu suchen sind, ausführlich beleuchtet, so dass die späteren Beobachter, welche meinem Apparat eine veränderte Form gegeben, im Voraus wissen konnten, um was es sich handelt.

Mit dem beschriebenen Auxanometer und anderen Apparaten habe ich nun Jahre lang Hunderte von Experimenten und Tausende von Messungen gemacht, deren Resultate trotz einiger unbedeutenden Meinungsverschiedenheiten auch durch die sorgfältigen und wie erwähnt mit einem wirklich verbesserten Apparat vorgenommenen Beobachtungen von Baranetzky 1879 ihre Bestätigung gefunden haben[9]).

Wir waren vorhin von der Frage ausgegangen, wie sich das Wachsthum bei Tag und bei Nacht verhalte und unsere Fig. 349 wird die kürzeste Antwort auf diese Frage geben; da das Nöthige in der Figurenerklärung gesagt ist, beschränke ich mich nur auf die Bemerkung, dass die Wachsthumsgeschwindigkeit eines normalen gesunden Stengels am frühen Morgen nach Sonnenaufgang täglich ein Maximum erreicht, dass dann die stündliche Verlängerung im Laufe des Tages bis zum Abend hin abnimmt, um mit eintretender Dunkelheit oft schon vor Sonnenuntergang wieder an Geschwindigkeit zuzunehmen, und diese Zunahme des Wachsthums dauert bis nach Sonnenaufgang, wo wieder das Maximum erreicht wird. Von besonderem Interesse ist dabei die in unserer Figur durch die punktirte Linie 3 z dargestellte Thatsache, dass während derselben Zeit, wo im Laufe der Nacht die Temperatur nach und nach fällt, die Wachthumsgeschwindigkeit dagegen steigen kann und umgekehrt beobachtet man, dass bei geringen Temperatursteigerungen auch eine Verminderung des Wachsthums eintritt oder mit anderen Worten: die bezeichnete tägliche Periode, die Steigerung des Wachtsthums in der Nacht, die zunehmende Verminderung am Tage kann nicht als eine Folge der täglichen Temperaturschwankung aufgefasst werden. Diese Thatsache tritt jedoch nur dann klar und deutlich hervor, wenn die stündlichen Temperaturschwankungen nur nach Zehntelgraden rechnen und im Verlauf des Tages nur wenige ganze Grade betragen; bei starken

Temperaturschwankungen folgt die Bewegung der Wachsthumscurve hauptsächlich dem Auf- und Absteigen der Temperaturcurve, was vorwiegend die Ursache ist, dass die früheren Beobachter die von der Temperatur unabhängige tägliche Periode gar nicht oder doch nur undeutlich erkannten, weil ihre Pflanzen im Freien meist sehr starken Temperaturschwankungen ausgesetzt waren.

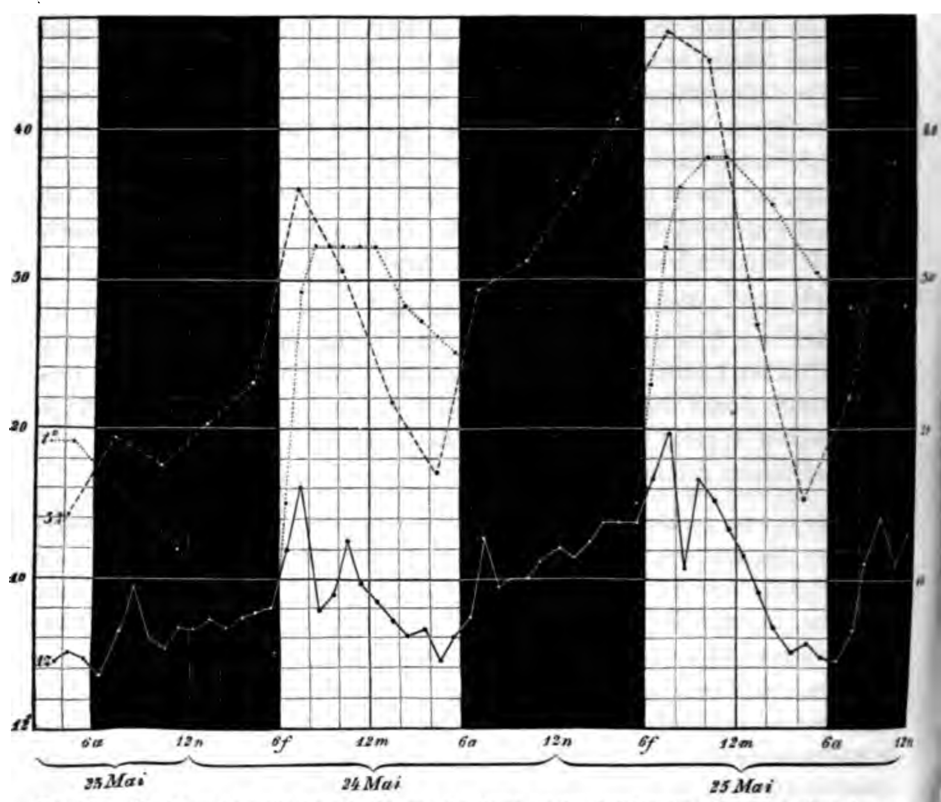


Fig. 349. Die Curve 1 *z* stellt die stündlichen, die Curve 3 *z* die dreistündigen Zuwachse einer Sprossaxe von Dahlia (Georgine) dar; die Curve *t*° giebt den Gang der Temperatur an; — auf der Abscissenlinie bezeichnet 6 *a* die Stunde 6 Uhr Abends, 12 *n* Mitternacht, 6 *f* ist 6 Uhr früh, 12 *m* Mittag. Die dunklen Partien des Coordinatenfeldes entsprechen der Nacht, die hellen dem Tageslicht.

Andrerseits liegt aber die Annahme sehr nahe, dass die tägliche Wachsthumsperiode, soweit sie von den Temperaturschwankungen unabhängig ist, durch den täglichen Wechsel der Beleuchtung wesentlich hervorgerufen werde; dass nämlich das Licht eine Verlangsamung des Wachsthums an Stengeln und grünen Blättern bedingt, lässt sich auf sehr verschiedene Weise constatiren und da die Pflanze von Sonnenaufgang bis zum Abend dem Licht ausgesetzt bleibt, so werden sich diese retardirenden Wirkungen desselben im Laufe des Tages mehr und mehr geltend machen, d. h. die stünd-

lichen Zuwachse werden immer kleiner. Wenn aber am Abend die Lichtintensität sich vermindert, später sogar die Nachtdunkelheit eintritt, dann verschwindet die retardirende Wirkung des Lichts nicht momentan, die jetzt gewissermaßen frei gelassenen Wachsthumskräfte gewinnen in der Pflanze mehr und mehr die Oberhand und das Wachsthum beschleunigt sich bis zum Morgen, erreicht ein Maximum bis zu dem Momente, wo die steigende Lichtintensität im Stande ist, ihre retardirende Wirkung von Neuem geltend zu machen. Eine von Prantl ausgeführte Beobachtungsreihe an normalen grünen Laubblättern ergab ganz ähnliche Resultate auch für diese.

So befriedigend nun aber auch diese Erklärung zu sein scheint und so gewiss es ist, dass der Wechsel der Beleuchtung im angegebenen Sinne mitwirkt, zeigen weitere Beobachtungen jedoch, dass auch ganz unabhängig von der täglich schwankenden Beleuchtung, also bei dauernder Finsterniss, noch immer eine tägliche Steigerung und Verminderung des Wachsthums stattfindet. Ich hatte diese zuerst von mir beobachtete Thatsache vermuthungsweise dem Umstand zugeschrieben, dass mein Beobachtungsraum keine vollständige Verdunklung zuließ; die sehr ausführlichen Beobachtungen Baranetzky's gerade betreffs dieses Punktes aber lassen keinen Zweifel darüber, dass ein periodisches Auf- und Abschwanken der stündlichen Längenzuwachse ganz unabhängig sowohl von der Temperatur wie vom Licht stattfindet. Baranetzky ist nun aber geneigt, diese auch in constanter Finsterniss noch vorhandene periodische Schwankung als eine Nachwirkung der früher stattgehabten täglichen Beleuchtungsperiode gelten zu lassen, wofür er allerdings verschiedene plausibel scheinende Gründe anführt; allein abgesehen von anderen Gegengründen hat Baranetzky selbst die Thatsache hervorgehoben, dass bei vollständig etiolirten Sprossen, welche sich aus den Knollen von Brassica rapa von vornherein im Finstern entwickelt hatten, die Periodicität womöglich noch schärfer als bei normalen Sprossen derselben Pflanze hervortrat. Diese einzige Thatsache ist im Stande, die Nachwirkungstheorie vollständig zu beseitigen, denn es wird wohl Niemand geneigt sein zu glauben, dass man hier eine Nachwirkung vor sich habe, die in der Knolle gewissermaßen eine Zeit lang latent gewesen sei. Das wäre ungefähr so, wie wenn ein Pendel von selbst zu schwingen anfinge, nachdem es eine Zeit lang stillgestanden hat. Außerdem führt Baranetzky selber an, dass bei verschiedenen Pflanzen gleicher Art das Auftreten der Maxima im Finstern zu sehr verschiedenen Tageszeiten beobachtet wird, während doch bei normaler täglicher Beleuchtung derartiges nicht vorkommt.

Ich bin vielmehr der Meinung, dass in der Pflanze oder zunächst in den wachsenden Theilen derselben auf irgend eine Weise ganz unabhängig von Temperatur- und Lichtschwankungen periodische Änderungen statt-

finden, die, wie ich aus BARANETZKY's Beobachtungen schließe, sehr verschieden lange Dauer haben können. Unterliegt nun aber die Pflanze bei sehr geringen Temperaturschwankungen dem regelmäßigen Wechsel von Tag und Nacht, so treten die obengenannten Einwirkungen auf das Wachsthum ein, durch welche das Maximum desselben auf die Morgenstunden, das Minimum auf den Abend verlegt wird, wobei die erwähnte aus rein inneren Ursachen entstehende Periodicität als der schwächere Faktor in ein bestimmtes tägliches Zeitmaß hineingezogen wird. Eine ganz ähnliche Erklärung habe ich schon 1863 für die spontan-periodischen Bewegungen der Laubblätter gegeben. Auch dort findet in constanter Finsterniss ein periodisches Auf- und Abschwanken statt, welches aber durch den Wechsel von Tag und Nacht zu einer täglichen Periode umgestaltet wird. Doch komme ich später auf diesen Punkt zurück.

Von besonderem Interesse ist die Thatsache, welche von Dr. VINES[10]) in meinem Laboratorium constatirt wurde, dass bei einer nicht nur chlorophyllfreien, sondern auch nicht cellulären Pflanze, nämlich bei der schon so oft genannten Mucorart Phycomyces nitens (pag. 8 Fig. 3), eine direkte Einwirkung des Lichts auf die Wachsthumsgeschwindigkeit stattfindet, so zwar dass selbst geringe Lichtintensitäten schon im Lauf einer Stunde eine Verlangsamung des Wachsthums herbeiführen, wogegen eine ebenso kurz dauernde Verdunklung eine Beschleunigung bewirkt. Geradeso wie bei den hochorganisirten Pflanzen sind es auch hier die stark brechbaren Strahlen des Tageslichts, die blauen und violetten, welche das Wachsthum verlangsamen — ein Punkt, auf den ich schon früher nachdrücklich hingewiesen habe, weil gerade die weniger stark brechbaren Strahlen, die gelben, vorzugsweise es sind, durch welche die Assimilation im Chlorophyll bewirkt wird. Da es sich hier um eine für die Pflanzenphysiologie sehr wichtige Thatsache handelt, will ich nicht versäumen, den Apparat zu beschreiben, den ich zum Zweck derartiger Wachsthumsmessungen an kleinen und einfach gebauten Pflanzen construirt habe und mit welchem VINES seine Beobachtungen machte. Jedoch ist der hier abgebildete Apparat, Fig. 350, wenn auch genau nach demselben Princip, doch zweckmäßiger construirt. Auf einem sehr starken, feststehenden, hölzernen Dreifuß ist eine dicke Tischplatte mittels des dreiseitigen prismatischen Fußes *A* vertical verschiebbar und stellbar. Auf der Tischplatte steht ein sehr solid gebauter Kathetometer *E*, dessen horizontales Fernrohr bei 12—20 Ctm. Focalabstand eine etwa 15malige Vergrößerung gewährt. Der Apparat *B* ist ein sehr starkes und sorgfältig gearbeitetes Uhrwerk, welches den Zweck hat, eine verticale Axe, die oben eine horizontale Messingscheibe trägt, genau in einer Stunde eine Umdrehung machen zu lassen. Auf diesem Teller befindet sich nun die zu beobachtende Pflanze, in unserem Falle etwa ein fruktificirender Phycomyces *D*, der auf einem Stück Brod wächst und mit der Glasglocke *C* überdeckt ist. Das Fernrohr des Kathetometers, in welchem

sich eine Mikrometerscala befindet, an welcher 0,1 Mm. abgelesen werden kann, wird nun so eingestellt, dass man einen der Fruchtträger mit seinem Sporangium deutlich sieht und dass sein Scheitel einen der Theilstriche im Fernrohr scheinbar berührt, alsdann setzt man das Uhrwerk in Gang: die auf dem Teller befindliche Pflanze dreht sich in genau einer Stunde einmal herum, kommt dann wieder in das Gesichtsfeld des Fernrohres und das während einer Stunde stattgehabte Wachsthum wird jetzt durch die Verrückung der Sporangiumkugel an der Scala bemerkbar und so bei jeder folgenden Umdrehung. Die stündlichen auf diese Art ausgeführten Messungen geben nun ein Bild von dem Gang des Wachsthums in dem dünnen, nur aus einem Schlauch bestehenden Fruchtträger unseres Pilzes. Da diese Objekte in einer Stunde nicht selten 2—3 Mm. sich verlängern, man aber im Stande ist, weniger als 0,1 Mm. genau zu messen, so bekommt man eine für unseren Zweck durchaus genügende Genauigkeit der Messung. Man wird nun fragen, wozu die Drehung der Pflanze durch das Uhrwerk nöthig ist: einfach zu dem Zweck, dass die Pflanzen vollkommen senkrecht aufwärts wachsen; das würden sie aber nicht thun, wenn sie der einseitigen Beleuchtung von einem Fenster her ausgesetzt wären, sie würden sich dann nach dem Fenster hinneigen und jede Messung ihres Wachsthums unmöglich machen. Durch die langsame Drehung aber wird der beobachtete Pflanzentheil im Laufe einer Stunde von allen Seiten her einmal beleuchtet,

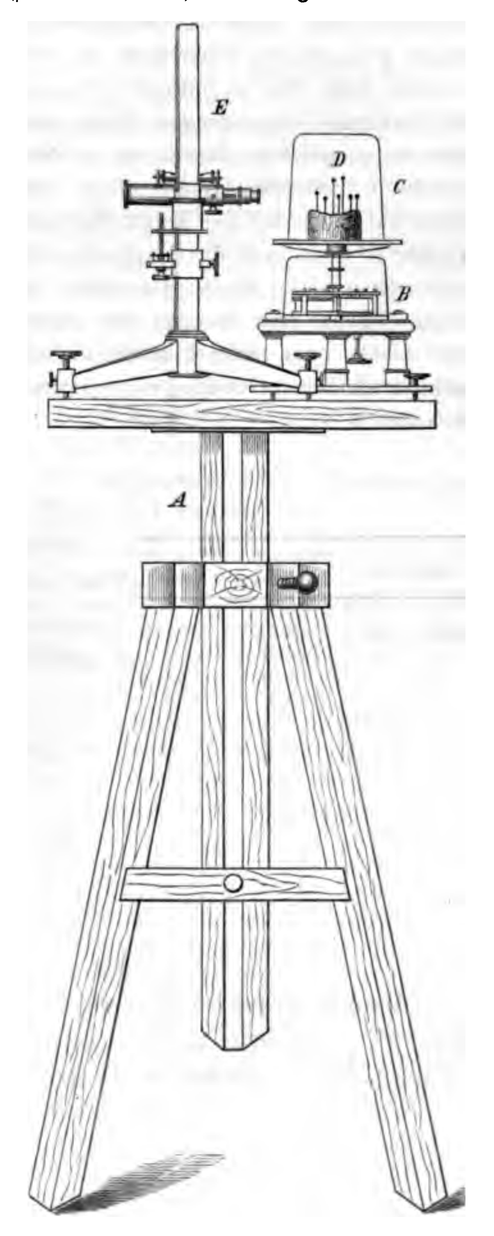


Fig. 350. Apparat zur Messung des Längenwachsthums kleiner Pflanzen *D* mit dem Kathetometer *E*.

was gerade so wirkt, als ob er von allen Seiten her gleiches Licht empfinge. Es findet daher keine heliotropische Krümmung statt. Ich empfand es als einen wesentlichen Fortschritt, als ich im Jahre 1873 zuerst auf den Gedanken kam, die so äußerst störenden heliotropischen Krümmungen bei Wachsthumsbeobachtungen durch derartige Drehungen auf horizontaler Scheibe gänzlich zu beseitigen. — Man bemerkt leicht, dass man die Glasglocke *C* zeitweilig durch einen undurchsichtigen Recipienten ersetzen kann, oder was bei der Empfindlichkeit der Objekte gegen Luftfeuchtigkeit besser ist, man lässt die Glasglocke ruhig stehen und stülpt über diese einen undurchsichtigen Recipienten etwa von Pappdeckel; so kann man also die kleine Pflanze abwechselnd eine oder zwei Stunden lang der Einwirkung des Lichts oder tiefer Finsterniss aussetzen oder, um den Einfluss verschiedenfarbigen Lichtes zu constatiren, verschiedenfarbige Gläser einschalten u. s. w.

Tagesstunde	Wachsthum pro Stunde	Temperatur
8—9 Vorm.	2,70	22,9°C.
10 -	2,70	24,3
11 -	2,30	26,0
12 -	2,90	25,0
1 Nachm.	2,70	25,8
2 -	3,20	25,8
3 -	3,50	25,2
4 -	2,90	25,0
5 -	3,20	25,1
6 -	2,80	25,3

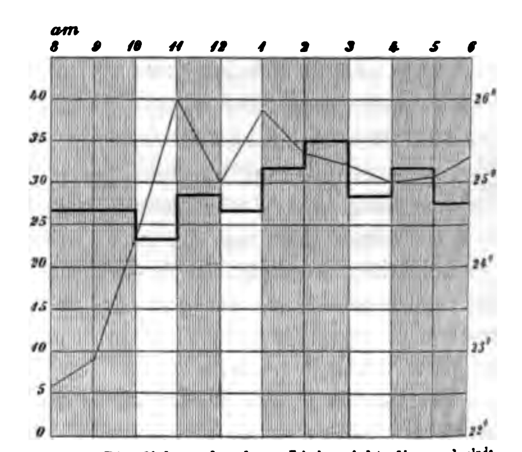


Fig. 351. Die dicke gebrochene Linie giebt die wechselnde Wachsthumsgeschwindigkeit eines Mucorschlauches bei wechselnder Beleuchtung und Verdunkelung an. Die dünne Linie ist die Temperaturcurve. (Nach VINES.)

Als Beispiel für den Verlauf einer derartigen Beobachtungsreihe führe ich hier eine Tabelle und die entsprechende Curvenzeichnung (Fig. 351) aus den von VINES gemachten Beobachtungen an.

Anmerkungen zur XXXII. Vorlesung.

1) Die für die neuere Zeit grundlegende Arbeit über das Längenwachsthum ist meine Abhandlung: »Über den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Änderungen des Längenwachsthums der Internodien« in Arb. d. bot. Inst. in Wzbg. Bd. I, pag. 99 ff., wo auch die gesammte bis dahin existirende Literatur ausführlich und kritisch bearbeitet ist. — Über das Längenwachsthum der Wurzeln findet man ausführliche Angaben und Literaturnachweise in meiner Abhandlung: »Über das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln«, ebenda pag. 385 (1873 und 1874). — Die in meiner erstgenannten Abhandlung zuerst zur Sprache gebrachten stoßweisen Wachsthumsänderungen hat später OSCAR DRUDE in der Leopoldina Bd. XXXXVIII, Nro. 3, Halle 1881 an den Blättern von Victoria regia ausführlicher untersucht, ohne jedoch über die Ursachen derselben bessere Auskunft zu gewinnen.

2) Über die Vertheilung des Wachsthums und die Länge des wachsenden Stückes an aufrechten Blüthensprossen vergl. meine Abhandlung: »Über Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel« in Flora, 1873, pag. 322.

3) Das abweichende Verhalten der Luftwurzeln betreffs der Länge der wachsenden Region beschrieb ich in Arb. d. bot. Inst. in Wzbg. Bd. I, pag. 598 (1874).

4) Die auf sorgfältigem Nachdenken beruhende und geistreich durchgeführte Abhandlung von E. ASKENASY: »Über eine neue Methode, um die Vertheilung der Wachsthumsintensität in wachsenden Theilen zu bestimmen« findet sich in den Verhandlungen des naturhistor.-med. Vereins zu Heidelberg, N. S. II, 2. Heft, Winter's Verlag. Leider fehlte es mir an Raum, auf den Inhalt dieser Abhandlung näher einzugehen.

5) Die erste meines Wissens überhaupt gemachte Mittheilung über die Erscheinung, welche ich später als rotirende Nutation in meinem Lehrbuch aufgeführt habe und die neuestens von DARWIN als Circumnutation zu einer übermäßigen Bedeutung aufgebauscht wurde, findet man in meiner Experimental-Physiologie 1865, pag. 514 unter den durch den Gang des Wachsthums selbst hervorgerufenen Bewegungen aufgeführt mit den Worten: »Auch gehört hierher das Überhängen rasch emporwachsender Laub- und Blüthensprosse, die ohne eine Torsion zu zeigen, bald nach Ost, nach West, Nord und Süd sich krümmen, ganz unabhängig von dem Stand der Sonne, überhaupt unabhängig von der Beleuchtung (z. B. Allium Porrum, Cepa, Brassica napus, Linum usitatissimum), da sie auch in tiefer und constanter Finsterniss stattfindet.« Diese meine kurzen Angaben stützten sich auf sehr ausführliche Untersuchungen, die jedoch später nicht publicirt worden sind; man vergl. am genannten Ort auch die vierte Anmerkung. Übrigens hatte schon DUTROCHET Nutationen bei Pisum beobachtet: »Comptes rendues«, T. XVII, 1843, pag. 989. Später hat DARWIN die Bedeutung der Nutation der Schling- und Rankenpflanzen zur Geltung gebracht, ohne jedoch die spiralige und freiwillige Nutation der Schlingpflanzen als solche zu erkennen, woraus seine ganz falsche Theorie des Schlingens entstanden ist.

6) Über die spiralige Nutation der schlingenden Stengel findet man in meiner »Notiz über Schlingpflanzen«, Arb. d. bot. Inst. in Wzbg. Bd. II, 1882, pag. 719 etwas ausführlichere Angaben, die ich jedoch weiter unten in der fünften Reihe unserer Vorlesungen auf Grund neuester Beobachtungen von mir noch ergänzen werde.

7) Die im Text erwähnten Torsionen etiolirter Keimstengel beschrieb ich zuerst in meiner Abhandlung: »Über den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung« in der bot. Zeitung 1863, 2te Beilage, pag. 16; auf pag. 17 links ist aber hinter den Worten: »das hypocotyle Glied etiolirter Keimpflanzen« noch beizufügen »von Cucurbita«.

8) Die hier auszugsweise gegebenen allgemeinen Betrachtungen über das Wachsthum sind in meiner zuerst genannten Abhandlung (Anm. 1) enthalten.

9) J. BARANETZKY: »Die tägliche Periodicität im Längenwachsthum der Stengel.« Mém. de l'acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg, VIIe série, 1879. — Daselbst ist auch das erwähnte verbesserte Auxanometer beschrieben und abgebildet. — Betreffs der von BARANETZKY aufgestellten Ansicht, dass die Periodicität im Finstern eine Nachwirkung der vorausgehenden Beleuchtung sei, ist es durchaus nöthig, die genannte Abhandlung desselben und speciell pag. 16—18 sorgfältig zu lesen, da seine vorläufige Mittheilung, bot. Zeitung 1877, pag. 639 gerade die entscheidensten Thatsachen nicht enthält.

10) H. SYDNEY VINES: »The influence of light upon the growth of unicellar organs« in Arb. d. bot. Inst. in Wzbg. Bd. II, pag. 133 ff.

XXXIII. Vorlesung.

Mechanische Ursachen und Wirkungen des Wachsthums der Zellen und Organe.

Wenn Pflanzenzellen aus ihrem Jugendzustand in den des rascheren
achsthums übergehen, oder wir könnten auch sagen, wenn Organe aus
m embryonalen Zustand in den der Streckung eintreten, so spielt vor
lem die Wasseraufnahme in das Innere der Zellen eine große Rolle. Ein
ngsschnitt durch eine Wurzel oder einen Spross, der zugleich den Vege-
tionspunkt und die älteren Theile des Organes trifft, zeigt ohne Weiteres,
ss mit zunehmendem Volumen der wachsenden Zellen auch der Wasser-
halt derselben zunimmt und ganz dasselbe beobachtet man an vereinzelt
benden Zellen von Algen und Pilzen[1]). Die Umfangszunahme der Pflanzen-
llen entspricht fast genau dem Quantum des in ihr Inneres eintretenden
assers: es wurde schon früher erwähnt, dass die sehr jungen Zellen der
nbryonen und Vegetationspunkte sowie die allerjüngsten Organe ganz
d gar mit Protoplasma und Zellkern angefüllt sind; in dem Grade, wie
an Länge, Breite und überhaupt an Umfang zunehmen, mehrt sich das
llsaftwasser, die Masse des Protoplasmas tritt mehr und mehr zurück:
r anfangs solide Protoplasmakörper verwandelt sich, wie unsere Fig. 352
igt, in einen mit Wasser gefüllten Sack, welcher der Zellhaut fest anliegt.
ese letztere nimmt zunächst, solange es sich um die Volumenzunahme
r einzelnen Zelle oder eines vielzelligen Organes handelt, immerfort nur
Umfang zu, ohne dabei wesentlich an Dicke zu gewinnen. Erst wenn
e Umfangszunahme der Zellen aufgehört hat, beginnt später das Dicken-
achsthum der Zellwände: eine für die Theorie des Wachsthums über-
upt hochwichtige Thatsache von ganz fundamentaler Bedeutung, denn im
runde bedeutet sie nichts anderes, als dass die Zellen nur solange ein
ächenwachsthum ihrer Zellstoffwand erfahren, als die letztere noch äußerst
nn und dementsprechend dehnbar ist: stark verdickte Zellwände sind
cht mehr fähig, im Umfang zu wachsen. Diese Thatsachen lassen sich

unmittelbar durch mikroskopische Beobachtung feststellen und ihre mechanische Bedeutung kann keinem Zweifel unterliegen; übrigens hat Gregor Kraus die erwähnte Thatsache auch noch experimentell durch Bestimmung des Trockengewichtes verschieden alter wachsender Theile festgestellt[2]), wobei er entsprechend dem eben Gesagten zu folgenden Resultaten gelangte: »In einem wachsenden Spross oder Internodium steigt der procentische Wassergehalt von den jüngsten Internodien in den älter werdenden continuirlich bis zu einem Maximum, um dann allmählig wieder zu sinken«; dieses Sinken des Wassergehaltes erfolgt: »erst mit dem Aufhören des Längenwachsthums und das Organ ist mit Beendigung desselben am wasserreichsten«; d. h. die Abnahme des procentischen Wassergehaltes nach beendigtem Längenwachsthum entspricht der nunmehr eintretenden Verdickung der Zellwände und zum Theil auch der Einlagerung gelöster oder fester Stoffe im Zelleninhalt; es braucht nur noch hinzugesetzt zu werden, dass dies Alles nicht bloß von den Internodien der Sprosse, sondern ganz ebenso von den Blättern und von den hinter einander liegenden Querscheiben eines Wurzelfadens gilt. Wie groß der Wasserreichthum junger Organe am Ende ihres Längen- und Flächenwachsthums werden kann, zeigt sich besonders deutlich, wenn man Keimpflanzen zu der Zeit, wo alle Reservestoffe durch das Wachsthum aufgezehrt worden sind, im frischen und getrockneten Zustande wägt; man findet dann, dass derartige junge Pflanzen von Runkelrüben, Bohnen, Mais und anderen Arten zuweilen nur 4—5 % Trockengewicht enthalten und ähnliches findet man bei vollständig

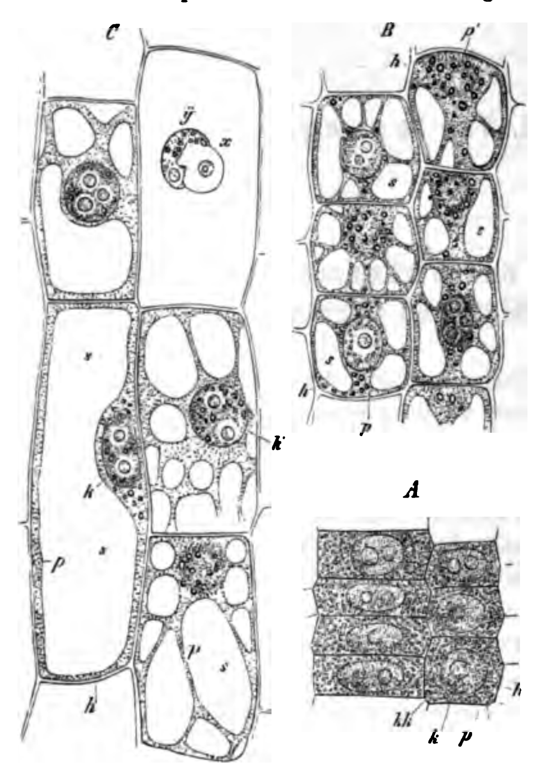


Fig. 352. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis; Längsschnitte, nach 550maliger Vergrößerung. *A* dicht über der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *B* die gleichnamigen Zellen etwa 2 Millimeter über der Wurzelspitze, der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmawände liegen; *C* die gleichnamigen Zellen etwa 7—8 Millimeter über der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen, die große Zelle links unten im optischen Durchschnitt gesehen; die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern lässt unter dem Einfluss des eindringenden Wassers eine eigenthümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (*x y*).

entfalteten Hutpilzen und untergetauchte Wasserpflanzen sind auch in späteren Wachsthumszuständen ungemein reich an Wasser. Ich habe ferner gefunden, dass Mark (parenchymatisches Gewebe) aus dem Inneren verschiedener Pflanzen z. B. Senecio umbrosus, welches anfangs 4,23 % feste Substanz enthielt, in Wasser gelegt, wobei es sich sehr beträchtlich durch Wachsthum verlängerte, zuletzt nur 1,97 % feste Substanz besaß.

Die hier erwähnten Thatsachen lassen es zunächst erklärlich erscheinen, warum kräftiges Wachsthum von Pflanzen überhaupt nur bei reichlicher Wasserzufuhr möglich ist: wenn im Frühjahr z. B. die Knospen der Bäume, Rhizome und Zwiebeln sich entfalten, im Laufe weniger Tage zahlreiche Sprosse mit ihren Blättern Gärten, Wälder und Wiesen bekleiden, so ist dieser Vorgang in der Hauptsache eine Ausdehnung der schon in den Winterknospen vorhandenen kleinen Organe durch Wasser: wie eine kleine Seifenblase durch eingetriebene Luft wächst, um das Hundertfache ihres Volumens und mehr zunimmt, so dehnen sich die Zellen dieser Organe durch Wasseraufnahme aus; aber freilich auch dieser Vergleich wie jeder andere hinkt, denn die durch Wasser ausgedehnten Zellwände werden bei ihrer Umfangszunahme nicht wie die Wand einer Seifenblase entsprechend dünner, sondern sie wachsen mit der Umfangszunahme so, dass sie dabei vielleicht eher an Dicke ein wenig zunehmen.

Eine zweite Thatsache von ganz fundamentaler Bedeutung für das Wachsthum der Zellen und Gewebe ist die, dass sie nur in turgescentem Zustand wachsen: der Turgor ist, wenn nicht die einzige, so doch eine der wichtigsten Ursachen des Flächenwachsthums der Zellwände oder mit anderen Worten: die Zellwände wachsen nur dann in die Fläche, d. h. die Organe verlängern und verbreitern sich nur in dem Maße, als das im Innern der Zellen enthaltene Wasser dahin strebt, die Zellwände nach außen zu drücken oder zu spannen. Diesen Zustand der Zellen haben wir schon in der XIII. Vorlesung als den Turgor kennen gelernt und um es hier noch einmal zu wiederholen, verstehen wir unter diesem Ausdruck den hydrostatischen Druck, den der Zellsaft auf die Zellwand ausübt, so zwar, dass dadurch die dehnbare, aber zugleich elastische Zellwand ausgedehnt wird; selbstverständlich wird durch die Elasticität der ausgedehnten Zellwand ein Gegendruck auf die sie dehnende Zellflüssigkeit geübt oder es findet eine gegenseitige Spannung statt; dieser Zustand ist es, den wir als Turgor bezeichnen und weil die Erfahrung lehrt, dass Zellen nur dann im Umfang wachsen, wenn sie turgesciren, so schließen wir daraus, dass die Turgescenz eine der wesentlichsten Wachsthumsursachen ist: die Zellwand wächst in Richtung ihres Umfangs nur solange, als sie durch den wässerigen Zellsaft gedehnt wird. Der Turgor wird nun sofort aufhören, wenn das Wachsthum der Zellwand durch Einlagerung neuer Substanztheile in dieselbe den Umfang wirklich einnimmt, der ihr durch die Dehnung aufgenöthigt worden ist; allein indem die Zellwand an Umfang wächst, wird immer

neues Wasser in die Zelle aufgenommen, auch die schon gewachsene Wand wird wieder gedehnt und so bleibt die Turgorspannung auch in der wachsenden Zelle erhalten, bis endlich ein anderer Zustand eintritt, wo die Zelle zwar turgescirt, aber nicht mehr wächst oder wo durch das Wachsthum der Zellwand ihre passive Dehnung ausgeglichen wird, ohne dass durch neuen Wassereintritt eine neue Dehnung erzeugt würde; in diesen beiden Fällen ist die Zelle oder das wachsende Organ ausgewachsen, d. h. es nimmt nicht mehr an Umfang zu, wohl aber kann jetzt die Verdickung der Zellwände beginnen, wodurch zunächst die Festigkeitsverhältnisse eine Veränderung erleiden, die schon in der XIII. Vorlesung beschrieben wurde.

Dort wurde aber auch schon gesagt, dass die Turgescenz der Pflanzenzellen von drei Momenten abhängt: 1) kommt es darauf an, dass durch endosmotische Wirkungen der im Zellsaft gelösten Stoffe immerfort Wasser von außen her in die Zelle eingesogen wird und darin liegt das primum movens des ganzen Vorganges; 2) darf das mit Gewalt in die Zelle eingesogene Wasser trotz des starken Druckes, welchen es ausübt, nicht wieder hinausfiltriren, was durch die besonderen Eigenschaften des der Zellwand anliegenden Protoplasmasackes verhindert wird; 3) der Protoplasmasack an sich allein verhindert zwar die Filtration, aber er würde durch das endosmotisch mit Gewalt eindringende Wasser wie eine Seifenblase mehr und mehr ausgedehnt werden; dass dies nicht geschieht, wird durch die feste, elastische Zellstoffhaut, die ihn umgiebt, verhindert: der Protoplasmaschlauch ist nicht filtrationsfähig, aber höchst dehnbar, seiner wirklichen Ausdehnung aber wird eine Schranke gesetzt durch die geringe Dehnbarkeit und große Elasticität der Zellstoffwand, die ihrerseits jedoch in hohem Grade filtrationsfähig ist[3]).

Es kommt nun darauf an einzusehen, durch welche Kräfte das Wasser von außen her durch die Zellstoffwand und den Protoplasmaschlauch hineingezogen wird. Wir kennen bis jetzt keine andere Ursache dafür als die Anziehung, welche die im Zellwasser gelösten Stoffe, welche auch zum Theil in den Wandungen selbst enthalten sind, auf das umgebende Wasser ausüben; vermöge dieser Anziehung werden die Wassermoleküle durch die Zellstoffwand und den Protoplasmasack in das Innere der Zelle hineingezogen, vermehren das Volumen des Saftes, der nunmehr sich ausdehnend die Wandschichten nach außen drückt. Da jedoch die Zellstoffwände vermöge ihrer Elasticität diesem Druck einen namhaften Widerstand entgegenstellen, so muss das Eindringen des Wassers mit überlegener Gewalt stattfinden oder mit anderen Worten: die endosmotische Anziehung muss größer sein als die Elasticität der Zellstoffwände. Man hat gefunden, dass diese endosmotische Anziehung eine sehr beträchtliche Größe haben kann, so zwar dass das eingesogene Wasser auf die umgebende Wand einen Druck von 6—7 Atmosphären ausüben kann, d. h. es würde die Zellwand unter diesen Umständen sich so verhalten müssen, als ob eine Quecksilbersäule

von der 6—7fachen Höhe des Barometerstandes von innen her auf sie drückte.[4]) Früher glaubte man nun, dass so namhafte endosmotische Wirkungen nur dann entstehen können, wenn in der Zelle sehr beträchtliche Quantitäten von aufgelösten Stoffen enthalten sind; zudem nahm man an, es seien vorwiegend gummiartige, zuckerartige oder eiweißähnliche Stoffe, welche die endosmotische Wirkung hervorbringen. Allein die Untersuchungen PFEFFER's haben gezeigt, dass krystallisable Salze unter den hier gegebenen Umständen eine weit größere endosmotische Kraft entwickeln, dass z. B. Salpeter viel kräftiger wirkt als die genannten organischen Stoffe und dass schon sehr schwache Lösungen dieses und anderer Salze sehr kräftig endosmotisch wirken. Später hat aber DE VRIES mit guten Gründen darauf hingewiesen, dass es sich bei der Turgescenz wachsender Pflanzentheile vorwiegend um Pflanzensäuren oder pflanzensaure Salze handelt; in der That sind, wie ich schon 1862 gezeigt habe, alle in kräftigem Längenwachsthum begriffenen Pflanzentheile von saurer Reaktion und schon GRAHAM hatte darauf hingewiesen, dass die in den Pflanzen allgemein verbreiteten organischen Säuren und ihre Kalisalze sich durch ihre Anziehung zum Wasser auszeichnen und nach DE VRIES werden Reizerscheinungen an beweglichen Pflanzenorganen von einer Steigerung der sauren Reaktion begleitet, wenn es sich dabei zugleich um eine Steigerung des Turgors handelt[5]).

Diese Angaben von PFEFFER und DE VRIES harmoniren durchaus mit meinen Erfahrungen, wonach gerade die stärkste Turgescenz an solchen Pflanzentheilen zu beobachten ist, deren Trockengewicht nur einige Procente beträgt, die in der Hauptsache auf die Zellstoffwände und das Protoplasma zu rechnen sind, so dass also auf die im Zellsaft gelösten Substanzen nur ein sehr geringer Procentsatz entfallen kann.

Wenn aus unseren theoretischen Betrachtungen hervorgeht, dass innerhalb einer wachsenden Zelle oder einer wachsenden Gewebemasse eine derartige Spannung zwischen Saft und Zellwand besteht, so müssen wir auch die Folgerung zugeben, dass mit Aufhebung dieser Spannung die Zellwand sich zusammenziehen, der betreffende Pflanzentheil sich verkleinern muss und wenn die Turgorausdehnung vorwiegend in der Längsrichtung stattgefunden hatte, so muss durch Aufhebung des Turgors vorwiegend eine entsprechende Verkürzug eintreten. Es giebt aber ein sehr einfaches Mittel, um den Turgor aufzuheben, man braucht nur die Wasserzufuhr zu wachsenden Pflanzentheilen zu verhindern und die Verdunstung des Wassers aus den Zellen zu begünstigen; in diesem Fall werden, wie schon früher erklärt wurde, saftige Pflanzentheile welk, schlaff und die Messung zeigt, dass Internodien und Wurzeln in diesem Zustand sich um ein sehr Beträchtliches verkürzen. Die Zellen, welche durch Verdunstung ihres Zellsaftwassers sich contrahiren, verhalten sich wie eine Seifenblase, die an dem Blasrohr hängend durch ihre Contraktion einen Theil der eingeblase-

nen Luft hinausdrängt und sich dabei verkleinert. Diese Verkürzung bei Aufhebung des Turgors wird also durch die elastische Zusammenziehung der vorher durch das endosmotisch eingedrungene Wasser ausgedehnten Zellwände bewirkt. Zugleich müssen mit Abnahme des Turgors Zellen und Gewebekörper dehnbarer werden, geradeso wie ein stark aufgeblasener Kautschukballon, wenn er Luft verliert, wieder dehnbarer und schlaffer wird, worüber das in der XIII. Vorlesung Gesagte zu vergleichen ist. Auch das muss als weitere Folgerung unserer theoretischen Betrachtungen zugegeben werden, dass ein nicht turgescirender welk gewordener Pflanzentheil nicht wachsen darf, denn sonst wäre unsere Theorie falsch; es wurde aber schon Eingangs erwähnt, dass in der That nur turgescirende Organe wachsen und man kann sich leicht davon durch Messungen überzeugen, dass schlaffgewordene welke Wurzeln und Blätter nicht wachsen. Ja es bedarf nicht einmal eines merklichen Erschlaffens, sondern nur einer gewissen Verminderung der Turgescenz, um das Wachsthum zu sistiren: kultivirt man z. B. Pflanzen in Blumentöpfen am Fenster und wird die Erde derselben Wochen und Monate lang beständig beinahe lufttrocken gehalten, so bleiben die Blätter zwar ziemlich frisch, aber die jungen Triebe wachsen nicht und Ähnliches beobachtet man im Freien im Frühjahr bei lang andauernder Trockenheit der Luft und der Erde.

Genauere und sehr sorgfältige Untersuchungen über die Bedeutung der Turgescenz für das Längenwachsthum verdanken wir de Vries, aus dessen »Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung« ich hier[6]) noch Folgendes anführen will: wenn man wachsende Pflanzentheile in geeignete Salzlösungen legt, so verlieren sie in 2—3 Stunden ihre Turgescenz vollständig, wobei sie sich zusammenziehen. Junge Sprossaxen können 4—5 Procent ihrer Länge dabei einbüßen. Als besonders zu diesem Zweck geeignete Salzlösungen bezeichnet de Vries die des Kalisalpeters und des Kochsalzes. Die genannte Verkürzung, der, wie wir mit Grund annehmen dürfen, auch ein Dünnerwerden der Pflanzentheile gleichzeitig entspricht, also die Volumenverminderung derselben zeigt an, um wieviel die Zellwände durch die Turgescenz ausgedehnt waren. Wie ich schon in der XIII. Vorlesung gezeigt habe und an der hier beigegebenen Fig. 353 zu erkennen ist, löst sich durch die Einwirkung der Salzlösung von 5—10 Procent Salzgehalt das Protoplasma zunächst stellenweise, dann allseitig von der Zellstoffwand ab, indem der Zellsaft einen großen Theil seines Wassers an die Salzlösung abgiebt; diese letztere dringt zwar durch die Zellstoffwand ein, kann aber nicht in den Protoplasmasack eintreten, entzieht diesem jedoch das Zellsaftwasser: derselbe contrahirt sich, den nunmehr concentrirter gewordenen Zellsaft dicht umschließend; der Druck, welchen der im Protoplasma eingeschlossene Saft vorher auf die Zellstoffwand ausübte, hört somit auf und die Zellstoffwand sich selbst überlassen zieht sich nunmehr auf ihre natürliche Größe zurück, ihre elastische Con-

traktion ist dabei allerdings geringer als die des Protoplasmas, Verhältnisse, die aus einer sorgfältigen Betrachtung unserer von de Vries entlehnten Figur sofort klar werden. Auch leuchtet ein, dass durch schwächere Einwirkung einer Salzlösung oder was streng genommen ähnlich wirkt, durch schwache Verdunstung eine nur partielle Aufhebung des Turgors stattfinden wird, wobei zunächst eine Ablösung des Protoplasmas von der Zellhaut noch nicht stattzufinden braucht, sobald aber diese Ablösung auch nur stellenweise eingetreten ist, hört der Turgor gänzlich auf.

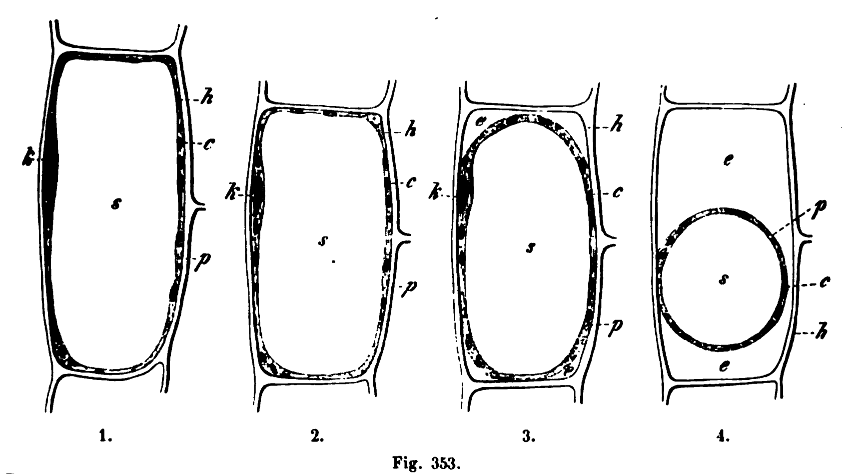


Fig. 353.

Fig. 1. Junge, erst halbwegs erwachsene Zelle aus dem Rindenparenchym des Blüthenstiels von *Cephalaria leucantha*. Fig. 2. Dieselbe Zelle in 4procentiger Salpeterlösung. Fig. 3. Dieselbe Zelle in 6procentiger Lösung. Fig 4. Dieselbe Zelle in 10procentiger Lösung. Fig. 1 und 4 nach der Natur, Fig. 2 und 3 schematisch. Alle im optischen Längsschnitt. *h* Zellhaut; *p* protoplasmatischer Wandbeleg; *k* Zellkern; *c* Chlorophyllkörner; *s* Zellsaft; *e* eingedrungene Salzlösung (de Vries).

Bringt man nun nach de Vries diese durch Plasmolyse schlaff gewordenen Pflanzentheile, junge Stengel oder Wurzeln wieder in reines Wasser, so wird nach und nach die eingedrungene Salzlösung ausgelaugt, der Protoplasmasack nimmt wieder reines Wasser in sich auf, dehnt sich aus, lehnt sich allseitig an die Innenseite der Zellstoffhaut und indem diese Wasseraufnahme und Saugung weiter fortschreitet, wird nun auch wieder die Zellstoffhaut ausgedehnt, der Zustand des Turgors beginnt von Neuem und der Pflanzentheil gewinnt zunächst dasselbe Volumen, vor Allem dieselbe Länge, die er vor der Untersuchung besaß; dass dabei eine Beschädigung desselben nicht stattfindet, hat der genannte Forscher zur Genüge constatirt und geht unwiderleglich daraus hervor, dass das wieder turgescent gewordene Objekt nunmehr von Neuem zu wachsen beginnt und dieses Wachsthum kann selbst ein recht beträchtliches sein.

Die Bedeutung des Turgors für das Wachsthum d. h. mit anderen Worten die Bedeutung der passiven Ausdehnung der Zellwand für ihr eigenes Wachsthum, die ich früher aus anderen Gründen gefolgert hatte, wurde von de Vries ganz besonders durch Feststellung des Satzes bewiesen:

»Mit der Größe der Turgorausdehnung steigt und fällt die Geschwindigkeit des Längenwachsthums in den Partialzonen wachsender Organe« d. h. die Turgorausdehnung nimmt von der Spitze eines Sprosses oder einer Wurzel nach der Basis hin zunächst zu, in der Gegend des stärksten Zuwachses erreicht sie ihr Maximum, um von dort aus noch weiter basalwärts ebenso wie die Partialzuwachse abzunehmen; an der Grenze zwischen ausgewachsener und wachsender Region liegt auch die Grenze der Turgorausdehnung. Um diese Sätze vollkommen klar aufzufassen, ist es nöthig, auf das zu verweisen, was ich in der vorausgehenden Vorlesung über die Vertheilung des Wachsthums oder über die Partialzuwachse gesagt habe. Schließlich wäre nur noch auf den einen Punkt hinzuweisen, dass die Zusammenziehung eines wachsenden Theiles in der Salzlösung und seine spätere Wiederausdehnung in reinem Wasser zunächst nur als das Maß der statthabenden Dehnung wachsender Zellhäute, nicht aber als ein Maß der Kraftgröße des Turgos zu betrachten ist. Dieses leuchtet sofort ein, wenn wir auch hier wieder auf eine nicht celluläre Pflanze z. B. auf unseren oftgenannten Phycomyces zurückgehen: offenbar ist in dem vielfach verzweigten Schlauch, aus dem diese Pflanze besteht, der Turgor überall von gleicher Größe, allein Dehnung der Haut findet eben nur an den fortwachsenden Schlauchenden wirklich statt.

Jedenfalls geht aus den bisherigen Betrachtungen und Thatsachen soviel mit Bestimmtheit hervor, dass Pflanzenzellen nur dann wachsen, wenn ihre Zellstoffwand durch den Druck des Zellsaftes passiv ausgedehnt wird, dass also diese Dehnung eine wesentliche mechanische Ursache des Wachsthums selbst darstellt.

Es scheint aber, dass in gewissen Gewebeschichten höher organisirter Pflanzen die passive Dehnung, welche zum Wachsthum nöthig ist, auch auf andere Art hervorgerufen werden kann, wie wir aus der ebenfalls schon früher beschriebenen Thatsache der Gewebespannung schließen dürfen. Aus den dort dargelegten Erscheinungen, welche bei der Trennung der verschiedenen Gewebeschichten einer wachsenden Sprossaxe eintreten, geht hervor, dass die Epidermis sowohl, wie auch die Gefäßbündel und die noch nicht verholzten Sklerenchymstränge einer beständigen, passiven Ausdehnung unterliegen, welche durch das viel raschere Wachsthum des saftigen Parenchyms, zumal des Markes, bewirkt wird. Obwohl sich hier noch manche Zweifel aufdrängen, wird man doch annehmen dürfen, dass diese passive Ausdehnung der Epidermis, Gefäßbündel und jungen Sklerenchymstränge durch das wachsende Parenchym als ein wesentlicher Faktor des Wachsthums dieser passiv gedehnten Gewebetheile zu betrachten ist.

Früher nahmen wir von der Gewebespannung nur insofern Notiz, als durch dieselbe die Biegungsfestigkeit junger wachsender Sprossaxen und Blätter bewirkt wird, wobei nur noch nachzutragen ist, dass die Festigkeit auch vieler ausgewachsener Theile, zumal der Blattstiele und Blattrippen

der Dicotylen, auch im ausgewachsenen Zustand auf derselben Gewebespannung beruht.

Hier haben wir dagegen die Gewebespannung als eine mechanische Eigenschaft wachsender Organe vielzelliger Pflanzen zu beachten und nachzusehen, in welcher Beziehung sie zum Wachsthum selbst stehen mag. Zunächst ist nun dabei soviel sicher, dass die betreffenden Pflanzentheile überhaupt nur so lange wachsen, als die Gewebespannung in ihnen vorhanden ist; wird diese durch Beseitigung des Turgors im parenchymatischen Gewebe aufgehoben, so hört auch das Wachsthum auf und je stärker dasselbe turgescirt, desto energischer pflegt das Wachsthum zu verlaufen. Andrerseits aber ist hervorzuheben, dass die Gewebespannung selbst durch Verschiedenheiten im Wachsthum, zumal in der Verlängerung der verschiedenen Gewebeschichten, hervorgerufen wird. Sie beginnt mit der histologischen Differenzirung der letzteren hinter den Vegetationspunkten und je weiter diese Differenzirung von Epidermis, Gefäßbündeln, Sklerenchymsträngen und Parenchym fortschreitet, desto mehr steigert sich bis zu einem gewissen Grade auch die Spannung, oder besser gesagt, die bei der Trennung der Gewebeschichten eintretende Längendifferenz derselben; denn wenn die Verholzung in den Gefäßbündeln und Sklerenchymschichten eingetreten und damit das Längenwachsthum des ganzen Organs an dieser Stelle beendigt ist, so kann dennoch die Gewebespannung fortbestehen, ohne dass bei der Trennung der Schichten so starke Längendifferenzen hervortreten, denn es leuchtet ein, dass eine sehr starke Spannung auch dann im Gewebe stattfinden kann, wenn bei der Trennung der Schichten nur ganz kleine, selbst unmessbare Verlängerungen und Verkürzungen stattfinden, es beweist dies nur, dass die Dehnbarkeit der gegen einander gespannten Schichten abgenommen hat. Man darf also nicht ohne Weiteres und ganz allgemein die Dimensionsänderungen bei der Trennung der Gewebeschichten unmittelbar als den Ausdruck der gespannten Kräfte betrachten; das wäre nur dann möglich, wenn die Dehnbarkeit in verschiedenen Alterszuständen dieselbe bliebe, was aber nicht der Fall ist. Trotz dieser für den Fachmann sehr wesentlichen Bedenken ist es immerhin zum Verständniss der mechanischen Eigenschaften wachsender Pflanzentheile nöthig, hier noch einmal auf die wichtigsten Erscheinungen der Gewebespannung zurückzukommen[7]), wäre es auch nur, um dem Leser ein anschauliches Bild zu liefern. Aus meinem Handbuch der Exp.-Phys. von 1865 entnehme ich zu diesem Zweck folgende Angaben: es wurde nämlich zunächst ein Theil der betreffenden Sprossaxe gemessen, sodann die genannten Gewebestreifen herausgeschnitten und auch diese gemessen. In den folgenden Tabellen ist die ursprüngliche Länge des Pflanzentheils gleich Hundert gesetzt, die Verkürzungen als negative, die Verlängerungen als positive Procentzahlen bezeichnet.

Pflanze	Nummer der Internodien vom jüngsten zum ältesten fortschreitend	Längenänderung der isolirten Gewebe in Procenten des gemessenen Theiles		
		Rinde	Holz	Mark
Nicotiana Tabacum	I—IV	— 5,9	— 1,5	+ 2,9
	V—VII	— 3,1	— 1,1	+ 3,5
	VIII—IX	— 3,5	— 1,5	+ 0,9
	X—XI	— 0,5	— 0,5	+ 2,4
Sambucus nigra	I	— 2,6	— 2,6	+ 4,0
	II	— 2,0	— 2,8	+ 5,5
	III	— 1,5	— 0,0	+ 1,5

Ähnliche Verkürzungen der äußeren Gewebeschichten und Verlängerungen des Parenchyms lassen sich leicht bei wachsenden Blattstielen, besonders bei solchen von beträchtlicher Länge und Dicke, wie denen der Runkelrübe, des Rhabarbers, von Philodendron u. a. nachweisen.

Spaltet man durch einen oder zwei kreuzweise geführte Längsschnitte ein wachsendes Internodium oder einen Blattstiel, so krümmen sich die Theile concav nach außen, weil die Markseite sich ausdehnt, die Epidermis sich contrahirt, was nothwendig zu dieser Krümmung führen muss. Am deutlichsten tritt die Erscheinung hervor, wenn man zuerst eine mittlere Lamelle aus dem ganzen Organ durch zwei parallele Längsschnitte darstellt, diese Lamelle flach auf den Tisch hinlegt und dann das Mark der Länge nach halbirt; in dem Maße wie das Messer dabei vorwärts schreitet, krümmen sich auch die beiden Hälften nach außen hin concav. Trennt man nun, statt sie zu halbiren, von jener Mittellamelle des Organs von außen nach innen fortschreitend dünne Gewebestreifen ab, zunächst einen solchen, der die Epidermis mit enthält, dann einen, der das Rindengewebe, ferner einen, der die junge noch nicht verholzte Holzschicht enthält, so krümmen sie sich sämmtlich concav nach außen, weil die an einander grenzenden Schichten sämmtlich auf der Außenseite negativ, auf der Innenseite positiv gespannt sind, so dass also bei der genannten Trennung die Außenseite jedes Streifens sich verkürzen, die Innenseite sich verlängern muss. Auch dafür möchte ich aus meinen sehr zahlreichen Messungen einige Beispiele beibringen.

Name der Pflanze	Länge des ganzen Internodiums	Krümmungsradius des Sektors	Verkürzung der concaven Epidermisseite	Verlängerung der concaven Markseite	Halbe Dicke des Internodiums
Sylphium perfoliatum:					
Linke Hälfte	69,5 Mm.	4 Ctm.	2,8 Proc.	9,3 Proc.	3 Mm.
Rechte Hälfte	69,5 -	4 -	2,4 -	9,3 -	3 -
Sylphium perfoliatum. Älteres Internodium:					
Linke Hälfte	190 -	3—4 -	2,8 -	9,5 -	3,5 -
Rechte Hälfte	190 -	3—4 -	2,6 -	10,8 -	4,5 -
Macleya cordata (hohl)	134,5 -	5—6 -	0,74 -	7,1 -	3,3 -

Eine beträchtliche Geschwindigkeit des Längenwachsthums verbunden mit einer gleichzeitig fortschreitenden Differenzirung der Gewebeschichten, wie wir sie bei den aufrechten Laubsprossen, starken Blattstielen und Ranken vorfinden, scheint erforderlich, um diese Gewebespannung hervorzurufen, da man sie bei sehr langsam wachsenden Sprossaxen, wo auch die Gewebedifferenzirung nur langsam fortschreitet, wie z. B. bei den abwärts wachsenden dicken Rhizomen von Yucca und Dracaena nicht beobachtet. Allein in letzter Instanz bedarf es überhaupt keiner morphologischen Gewebedifferenzirung, um derartige Schichtenspannungen hervorzurufen: dies beweisen die Strünke wachsender Hutpilze, welche gänzlich aus gleichartigem Hyphengewebe bestehen und dennoch kräftige Spannungen zwischen äußeren und inneren Gewebeschichten aufweisen.

Wenn bei der Isolirung die vorher passiv gedehnten Gewebe sich plötzlich verkürzen, das vorher positiv gespannte Mark sich ebenso plötzlich verlängert, so kann beides nur durch eine entsprechende Formveränderung der Zellen bewirkt werden, denn an eine nur einigermaßen erhebliche Volumenveränderung ist deshalb nicht zu denken, weil weder das Wasser des Inhaltes noch die mit Wasser durchtränkten Häute durch Druck und Dehnung bei den hier wirksamen Kraftgrößen ihr Volumen ändern können. Daher müssen wir annehmen, dass die sich verkürzenden Gewebestreifen im Querschnitt dicker, die sich verlängernden Marktheile entsprechend dünner werden. Direkt messbar sind diese Veränderungen der Querdimensionen jedoch nicht.

Jedenfalls folgt also aus dem Gesagten, dass die passive Längsdehnung die Zellen der Epidermis, der Gefäßbündel und noch nicht verholzten Sklerenchymstränge enger macht und dass speciell die Epidermis, weil sie für das wachsende Parenchym eigentlich zu kurz ist, auch zu eng für dasselbe sein muss. Ebenso muss das Mark an seiner Ausdehnung durch die Epidermis gehindert sich in den Querrichtungen auszudehnen suchen; weil das Mark oder überhaupt das saftige Parenchym für die passiv gedehnten Gewebe zu lang ist, muss es auch zugleich zu dick für dieselben sein und sie, speciell die Epidermis, in Richtung des Umfanges auszudehnen suchen. Mit anderen Worten: aus der leicht zu messenden Gewebespannung in der Längsrichtung einer wachsenden Sprossaxe folgt ohne Weiteres, dass auch Querspannungen vorhanden sein müssen, oder: weil die passiv gedehnten Gewebe für das saftige Parenchym zu kurz sind, deshalb sind sie auch zu eng für dasselbe und diese Folgerung lässt sich direkt beweisen. Stellt man niedrige Querscheiben aus den fraglichen Organen dar und spaltet man dieselben durch einen radialen Längsschnitt, so klaffen sie auf, weil die Epidermis in peripherischer Richtung sich contrahirt, da sie vorher für das innere Gewebe eigentlich zu kurz, d. h. passiv gedehnt war. Indessen wollen wir auf die Formänderungen gespaltener Querscheiben wachsender Organe hier nicht näher eingehen, weil dabei mancherlei schwierige

mechanische Betrachtungen nicht zu umgehen wären. Nur auf die eine augenfällige Thatsache will ich hinweisen, dass die Umfangszunahme vieler Internodien und Blattstiele, welche später hohl erscheinen, durch eine entsprechende Ausdehnung der äußeren Gewebeschichten bewirkt wird, während das innere Mark nicht mehr in gleichem Maße in den Querrichtungen zu wachsen im Stande ist: es wird daher zerrissen, seine äußeren Schichten bleiben mit den äußeren im Umfang wachsenden Geweben verbunden, während im Innern eine Höhlung entsteht, wie man sie an den Blüthenstämmen der Weberkarde (Dypsacus), den Schäften unserer gemeinen Küchenzwiebel, des Löwenzahns (Taraxacum officinale), bei vielen Umbelliferen, bei vielen echten Gräsern u. s. w. leicht beobachten kann.

Der von seinen umgebenden Gewebeschichten befreite Markcylinder eines dicotylen Laubsprosses ist sehr schlaff, dehnbar und biegsam, legt man ihn in Wasser, so wird er in kurzer Zeit straff, steif, elastisch, er wird dabei länger und wahrscheinlich auch dicker. Die Verlängerung im Wasser kann in wenigen Stunden bis 40 Procent der ursprünglichen Länge und sogar mehr betragen. Dies beweist, dass die Markzellen das sie umgebende Wasser mit großer Gewalt aufnehmen und dass ihre Zellwände noch in sehr hohem Grade dehnbar sind, dass sie also denjenigen Grad von Turgescenz, dessen sie überhaupt fähig sind, innerhalb des unverletzten Organs noch nicht besaßen. Weitere Beobachtungen an solchen isolirten Markcylindern, zumal von Compositen und Solaneen, wo sie oft eine sehr beträchtliche Dicke erreichen und für Experimente dieser Art besonders geeignet sind, können zu weiteren lehrreichen Versuchen benutzt werden, von denen ich hier nur einen näher beschreiben will. Das isolirte Mark eines 235,5 Mm. langen Sprosstheiles von Senecio umbrosus hatte sich im Augenblick der Isolirung um 5,7 Procent verlängert und wog 5,3 Gr. Es wurde durch Tuschestriche in drei Theile getheilt, von denen I der älteste, III der jüngste war; die Längen waren I = 100 Mm., II = 100 Mm., III = 49,9 Mm.

Darauf wurde das Markprisma in ein etwas weiteres Glasrohr hineingesteckt und dieses beiderseits verkorkt. Nach 14 Stunden zeigten sich nun folgende Verlängerungen: der I. Theil war um 4,5 Mm., II um 6,5 Mm., III um 2,0 Mm. (d. h. 4,1 Procent) verlängert. Dabei hatte aber das Mark 0,15 Gr. Wasser verloren.

Nach abermals 26stündigem Verweilen in dem Glasrohr waren neuerdings folgende Veränderungen eingetreten. Der Theil I hatte sich um weitere 2,5 Mm., der Theil II um 0,5 Mm. verlängert, der Theil III um 0,5 Mm. verkürzt. Während dieser Zeit war kein weiterer Gewichtsverlust eingetreten, weil die Luft in dem Glasrohr mit Wasserdampf gesättigt war, also keine Verdunstung mehr stattfinden konnte.

Das Mark wurde nun in Wasser gelegt und schon nach sechs Stunden waren folgende Veränderungen eingetreten:

Das Stück I hatte sich um 18 Mm.
- - II - - - 23 -
- - III - - - 11 -

verlängert, dabei wurde das Mark beträchtlich dicker und nahm 6 Gr. Wasser auf, obgleich es anfangs, wie gesagt, nur 5,3 Gr. gewogen hatte.

Die Trockengewichtsbestimmung ergab, dass es in diesem Zustand nur 0,22 Gr. feste Substanz enthielt; diese Substanz war nach der Isolirung des Markes mit 5,08 Gr. Wasser vereinigt, verlor dann 0,15 Gr.; am Ende des Versuches aber hatte sie noch 6 Gr. aufgenommen; oder anfangs enthielt das Mark 4,23 Procent, am Ende nur 1,97 Procent feste Masse.

Man ersieht aus diesen Angaben, was ich schon früher hervorgehoben habe, dass in den Zellen des Markes jedenfalls nur eine äußerst verdünnte endosmotisch wirksame Lösung vorhanden sein kann und dass dieselbe dennoch eine sehr kräftige Wasseraufnahme, Turgescenz und Wachsthum bewirkt. Noch ist aber ein Punkt unseres Versuches aufzuklären, nämlich die anfängliche Verlängerung des Markes trotz eines, wenn auch schwachen Wasserverlustes. Die Erklärung liegt aber in dem ganz auffallenden Trockenwerden der Oberfläche, die nicht wohl durch den geringen Wasserverlust bewirkt sein konnte; wahrscheinlich ist vielmehr, dass die inneren Markzellen den äußeren das Wasser entzogen und sich dadurch verlängert hatten, wobei die äußeren ausgetrockneten ähnlich wie sonst die Epidermis passiv gedehnt wurden. Dass dies wirklich der Fall war, zeigt die Steifheit des Markes bei anderen derartigen Versuchen; halbirt man das auf der Außenseite trocken gewordene Markprisma der Länge nach, so klaffen die Theile nach außen, wie wenn man eine lebende Sprossaxe der Länge nach spaltet. Ich zog aus diesen Thatsachen den Schluss: wenn die inneren Markzellen im Stande sind, den äußeren das Wasser zu entziehen, so darf man annehmen, dass auch die äußeren Markzellen im Stande sind, den sie umgebenden Geweben Wasser zu entziehen, diese dadurch an kräftiger Turgescenz zu hindern, wodurch ihr Wachsthum verlangsamt wird, und die weitere Folge ist, dass sie von dem das Wasser an sich reißenden Mark passiv gedehnt werden.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ergiebt sich nun von selbst, warum Längshälften oder Längsviertel wachsender Sprosse in Wasser gelegt sich so außerordentlich stark nach außen krümmen; eine Erscheinung, die besonders schön an den Blüthenschäften des Löwenzahns (Taraxacum officinale) eintritt, wo Längsstreifen in Wasser liegend zahlreiche Windungen einer Schneckenlinie bilden.

Die passive Dehnung der Epidermis und der sich ähnlich verhaltenden hypodermalen Collenchym- und Sklerenchymstränge wird also durch das vorwiegend kräftige Längenwachsthum der parenchymatischen Gewebemassen bewirkt; aus dieser Dehnung in Richtung der Länge muss aber nothwendig zugleich eine Querspannung entspringen: denkt man sich einen

Kautschukschlauch der Länge nach gedehnt, so bemerkt man sofort, dass er zugleich im Querdurchmesser enger zu werden sucht und die Epidermis mit ihren Verstärkungsschichten muss sich bei ihrer passiven Längsdehnung ganz ebenso verhalten. Denkt man sich dagegen einen soliden Kautschukcylinder von oben nach unten zusammengedrückt, so wird er zugleich in den Querrichtungen dicker und gerade so muss sich das wachsende Mark oder überhaupt das Parenchym eines jungen Stengels verhalten. Diese Betrachtungen zeigen aber sofort, dass wenn in einem wachsenden Internodium die Epidermis durch das Mark gedehnt, das Mark dagegen durch die Epidermis in den Querrichtungen zusammengedrückt ist, nothwendig eine Querspannung stattfinden muss und zugleich leuchtet ein, dass diese letztere eine nothwendige Folge der longitudinalen Spannung sein muss. Es wurde schon früher gesagt, dass diese Querspannung sich wirklich nachweisen lässt.

Wenn später aber nach beendigtem Längenwachsthum eines Internodiums nachträgliches Dickenwachsthum durch einen Cambiumring eingeleitet wird, so ist ein neues Moment zur Verstärkung dieser Querspannung gegeben: indem auf der Innenseite des Cambiums das Holz entsteht, muss nothwendig die gesammte das Holz umgebende Rinde nach außen hin gedehnt werden. Man erkennt mit größter Deutlichkeit auf mikroskopischen Querschnitten durch die Rinde rasch in die Dicke wachsender Stämme von Ricinus, Helianthus u. s. w. an der Form der Rindenzellen diese peripherisch wirkende Dehnung. Da aber die Rinde und später gar das Periderma und die Borke holziger Stämme sehr wenig dehnbar und stark elastisch sind, so ergiebt sich, dass dem nach außen drängenden Holzzuwachs ein starker Gegendruck aller außerhalb des Cambiums liegenden Rindenschichten antworten muss: es findet eine starke Spannung zwischen Rinde und Holz statt und gerade das Cambium liegt an der Stelle des stärksten Druckes; in welcher Weise diese Thatsache auf die Ausbildung des Holzes selbst einwirkt, werden wir später kennen lernen; hier sei nur bemerkt, dass GREGOR KRAUS in ausführlichen Untersuchungen diese Querspannung zwischen Rinde und Holz nachgewiesen hat. [8]) Um sich von dem Vorhandensein derselben zu überzeugen, genügt es, von einem rasch in die Dicke wachsenden Stamm

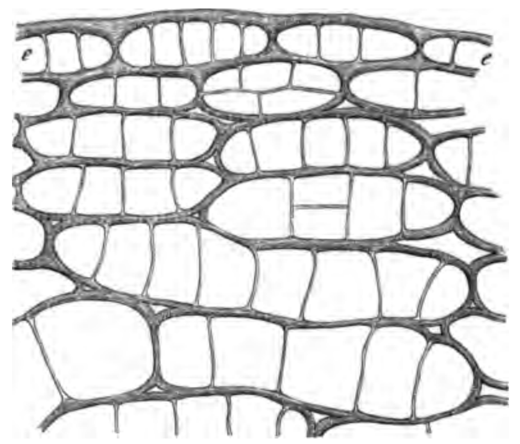


Fig. 354. Epidermis und Rinde eines rasch in die Dicke wachsenden Sonnrosenstammes im Querschnitt; die Zellen sind in peripherischer Richtung gedehnt und dann durch Radialwände getheilt.

durch zwei über einander liegende Ringschnitte einen Rindenring abzugrenzen, dann einen Längsschnitt in diesem anzubringen und von hier aus den Rindenring vom Holz abzulösen; versucht man es nun, diesen Rindenring an seiner normalen Stelle wieder um den Holzkörper herumzulegen, so ist er zu eng und klafft; es würde eine sehr große Kraft dazu gehören, ihn so zu dehnen, dass die klaffenden Ränder einander wieder berühren, also das Holz genau umfassen. Dies aber bedeutet nichts anderes, als dass die Rinde vorher durch den wachsenden Holzkörper in radialer Richtung zusammengedrückt, in peripherischer Richtung mit Gewalt gedehnt war.

Gregor Kraus hat auch schon vor 14—15 Jahren nachgewiesen[9]), dass sowohl bei der longitudinalen, wie bei der peripherischen Gewebespannung eine tägliche Periodicität stattfindet, in der Art, dass von den frühesten Morgenstunden bis zum Mittag oder Nachmittag eine Abnahme der Spannungen, und von dort aus bis zum frühen Morgen eine Zunahme zu bemerken ist. Auf ganz anderem Wege, der erst bei unseren Betrachtungen über die reizbaren Organe genauer bezeichnet werden kann, fand Millardet diese Periodicität bestätigt. Es dürfte kaum zweifelhaft sein, dass diese periodischen Änderungen der Gewebespannung auf denselben Ursachen beruhen, aus denen die gleichsinnigen periodischen Schwankungen des Wachsthums, des Thränens von Wurzelstöcken, der täglichen Blattbewegungen u. s. w. entspringen.

Alle diese Betrachtungen gelten zunächst nur von den Sprossaxen, von den Stielen und Mittelrippen der Blätter. Der radikale Gegensatz der Wurzeln zu den Sprossen macht sich nun auch hier wieder geltend. Zunächst nämlich ist das hervorzuheben, dass die auffallend kurze, im Längenwachsthum begriffene Strecke von 3—10 Mm. Länge normaler Erdwurzeln wenigstens äußerlich eine andere Erscheinung der Gewebespannung erkennen lässt: spaltet man den wachsenden Theil einer kräftigeren Wurzel durch einen oder zwei gekreuzte Längsschnitte in Richtung der Axe, so klaffen die Theile nicht concav nach außen, sondern zunächst tritt überhaupt kein Auseinanderweichen derselben ein. Lässt man aber so behandelte Wurzeln in Wasser tauchend weiter wachsen, so krümmen sich die Längshälften convex nach außen, also gerade in entgegengesetzter Weise wie bei den Sprossaxen und Blattstielen; die Erscheinung erklärt sich einfach daraus, dass die parenchymatische Rinde der Wurzel kräftiger in die Länge wächst als der axile Strang und dass dieser innerhalb der wachsenden Region noch in hohem Grade dehnbar ist. Die Spannung zwischen Rinde und Strang ist daher so gering, dass erst durch das Wachsthum nach stattgehabter Spaltung die entsprechende Wirkung auftritt.

Viel auffallender wird aber der Gegensatz zwischen Wurzeln und Sprossaxen an den bereits ausgewachsenen Wurzeltheilen. Wir bekommen es hier mit der schon in unserer II. organisographischen Vorlesung erwähnten Thatsache zu thun, dass die nicht mehr im Längenwachsthum

begriffenen Theile eines Wurzelfadens sich während längerer Zeit um seh beträchtliche Werthe verkürzen können, wodurch Keimpflanzen mit ihren Stengel sogar nachträglich in die Erde hinabgezogen werden. Indem ich auf das a. a. O. Gesagte verweise, haben wir es hier nur mit den Ursachen dieser Erscheinung selbst zu thun, die von DE VRIES untersucht worden sind. Die von FITTMANN schon 1819 entdeckte[10]), dann vergessene, zuletzt von mir und IRMISCH wieder beobachtete Wurzelverkürzung giebt sich zunächst durch die Entstehung von Querrunzeln auf der Oberfläche derjenigen Wurzeltheile, die ihr Längenwachsthum seit einiger Zeit beendigt haben, zu erkennen; besonders die im Wasser entwickelten Wurzeln vieler Sumpfpflanzen, ebenso die im Wasser gewachsenen Wurzeln der Hyacinthe, von Irisarten u. a. bieten sich der Beobachtung leicht dar. DE VRIES machte auf Hauptwurzeln junger Pflanzen von Rothklee und Zuckerrübe Marken in bestimmten Entfernungen, ließ sie alsdann in Erde oder Nährstofflösung weiter wachsen und fand nun nach 3—6 Wochen, dass sich die bezeichneten Stellen um 10—15 Procent, in einzelnen Fällen sogar um 20—25 Procent ihrer Länge verkürzt hatten. Als er die aus der Erde genommenen Hauptwurzeln kräftig vegetirender Pflanzen des Kümmels, der Weberkarde und Artischoke von ihren Blattbüscheln getrennt 3—5 Tage in Wasser liegen ließ, verkürzten sie sich um 4—8 Procent, wobei sie an Dicke zunahmen und zwar ebenfalls um 4—8 Procent und dementsprechend fand eine Volumenzunahme und gleichzeitig ein Steiferwerden statt. Isolirte Gewebepartien zeigten im Wasser dieselben Veränderungen: sowohl der axile Strang wie die parenchymatische Rinde verkürzen sich in der Längsrichtung und dehnen sich in der Quere aus. In beiden ist es nach DE VRIES allein das parenchymatische Gewebe, welches diese Veränderung einleitet, was sogar mikroskopisch direkt von ihm gemessen wurde; die Korkrinde, sowie die Gefäße und bastähnlichen Fasern werden dabei passiv gebogen und veranlassen zum Theil die Bildung der erwähnten Querrunzeln. Das Wichtigste von seinen Beobachtungen fasst DE VRIES in folgenden Sätzen zusammen: »Die Contraktion (Verkürzung) bei Aufnahme von Wasser ist eine Erscheinung des Turgors, sie wird durch alle Mittel rückgängig gemacht, welche den Turgor aufheben. Am einfachsten zeigt sich dies darin, dass die contraktilen Wurzeln sich bei dem Welken nicht verkürzen, wie wachsende Wurzelspitzen oder Stengel zu thun pflegen, sondern sich verlängern. Ebenso verlängern sie sich, wenn das Protoplasma in irgend einer Weise getödtet wird oder wenn es durch Einwirkung von Salzlösungen gezwungen wird, sich von der Zellwand abzulösen. Bei dieser Aufhebung des Turgors ziehen sich die Gewebe in querer Richtung zusammen«. Die durch Wasseraufnahme bewirkte Verkürzung wird durch später hinzutretendes Wachsthum eine dauernde, sowie die Turgorausdehnung der Stengel und Blätter ebenfalls durch nachfolgendes Wachsthum zu einer bleibenden wird. Es geht dies, wie DE VRIES bemerkt, ohne Weiteres dar-

aus hervor, dass gerade diejenigen Wurzeln, welche die schönsten Querrunzeln haben, im Wasser die deutlichsten Verkürzungen zeigen. — So wie wir uns die vorwiegende Längsdehnung der Parenchymzellen in den Sprossen durch ihren Turgor zunächst dadurch erklären, dass die Zellstoffwände in der Längsrichtung dehnbarer sind als in der Querrichtung, müssen wir also beim Wurzelparenchym umgekehrt annehmen, dass die Zellstoffwände in den Querrichtungen dehnbarer als in den Längsrichtungen sind, denn es ist eben immer festzuhalten, dass der hydrostatische Druck, welcher die Turgescenz bewirkt, nach allen Seiten hin gleich groß ist.

Aus einer langen Reihe verschiedener Erscheinungen im Pflanzenleben darf man schließen, dass die Form und Größe der einzelnen Zellen innerhalb des Zellgewebes ganz wesentlich davon abhängt, in welcher Art sie mit benachbarten Zellen verbunden sind, oder wir dürfen annehmen, dass Form und Größe jeder Gewebezelle durch zwei Hauptmomente bestimmt werden: einerseits durch die Wachsthumsursachen, die in der chemischen und molecularen Struktur der einzelnen Zelle selbst gegeben sind, andrerseits aber kann sich dieser individuelle Gestaltungstrieb nur in dem Maße geltend machen, als die mechanischen Hindernisse dies gestatten; diese Hindernisse aber sind im Allgemeinen von zweierlei Art: die einzelne wachsende Zelle wird durch den Druck benachbarter Zellen an ihrer allseitigen Ausdehnung gehindert oder sie erfährt, weil sie mit ihren Nachbarn fest verbunden ist, passive Zerrungen in der Längs- und Querrichtung. Wie hierbei die Lage oder der Ort einer einzelnen Zelle oder Zellenschicht für die durch Druck und Zerrung herbeigeführten Wirkungen maßgebend sein muss, lässt sich unter gewissen Voraussetzungen auf geometrischem Wege im Allgemeinen voraus bestimmen und wenn man zugleich beachtet, wie dem Wachsthum in der einen Richtung gewöhnlich Zelltheilungen rechtwinklig dazu folgen, so gewinnt man auf diese Weise eine tiefere Einsicht in die Ursachen, die es bestimmen, dass wir auf dem Querschnitt eines Holzkörpers die Zellen in regelmäßigen radialen und peripherischen Reihen angeordnet finden, dass die Zellformen und ihre Gruppirung in der Rinde eines in die Dicke wachsenden holzigen Stammes anders gelagert und geschichtet sein müssen als vor dem Beginn des Dickenwachsthums u. s. w. Mit einem Wort: »besonders die Querschnittsbilder von Stengeln und Wurzeln lassen sich in ihrem histologischen Gefüge mit Hülfe der oben genannten Principien geometrisch verständlich machen«. Dies ist zuerst durch Naegeli betreffs der Holzstruktur [11]) geschehen, dann aber durch Detlefsen [12]) in seiner Abhandlung: »Über das Dickenwachsthum cylindrischer Organe« allgemein behandelt worden. Leider muss ich hier darauf verzichten, den Inhalt dieser beiden ungemein lehrreichen Abhandlungen vorzuführen, da sich dies ohne Weitläufigkeiten und ganz besonders ohne geometrische Construktion und mathematische Formeln, die dem Leser dieses Buches wahrscheinlich unwillkommen wären, nicht thun lässt.

Dagegen lassen sich einige andere Thatsachen ohne Schwierigkeit auc in Worten veranschaulichen. Es ist gewiss nicht uninteressant zu erfahrei dass ein so allgemein bekanntes und auffallendes Strukturverhältniss, wi die Bildung der Jahresringe im Holz, wenigstens in der Hauptsache auf Ver änderungen des Druckes zwischen Holz und Rinde beruht. Ich hatte die 1868 vermuthungsweise ausgesprochen, da es mir aufgefallen war, dass di Rindenrisse älterer Baumstämme und Äste während des Winters und ii Frühjahr sich vertiefen, was offenbar auf einen stärkeren Druck zwische Holz und Rinde hinweist. Im Frühjahr, nachdem diese Risse entstande sind, muss also die Spannung vermindert sein und zugleich mag auch de Wasserverbrauch bei der Entwicklung der Blätter ein unbedeutende Schwinden des Splintes bewirken; dagegen muss mit zunehmender Ver dickung der Holzmasse während der Vegetationszeit und mit stärkere Austrocknung der äußeren Rindenschichten die Spannung zwischen Hol und Rinde zunehmen: die im Frühjahr gebildete Holzschicht wird unte geringerem Druck entstanden sein und aus radial größeren Zellen bestehei während bei zunehmendem Rindendruck die Ausdehnung der Holzzellei und Gefäße in radialer Richtung beeinträchtigt und so das dichtere Herbstholz erzeugt wird. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass auch hier noch andere Ursachen mitwirken[13]), die wir aber einstweilen nicht näher kennen, jedenfalls haben aber die sehr ausgedehnten Untersuchungen von de Vries 1872—76 gezeigt[14]), dass meine Vermuthung in der Hauptsache richtig war. An zwei- bis dreijährigen Ästen erhöhte er im Frühjahr den Rindendruck durch feste Umwicklung einzelner Stellen mit Bindfaden, was den Erfolg hatte, dass die Dicke des Jahresringes innerhalb der Ligatur geringer war als die mittlere Dicke des nämlichen Jahresringes in einiger Entfernung ober- und unterhalb der Versuchsstelle. An mehreren Zweigen war der Unterschied so beträchtlich, dass die Versuchsstelle bedeutend dünner erschien — ein Eindruck, der noch dadurch verstärkt wurde, dass sich am oberen und unteren Rande der Ligatur Holzwülste gebildet hatten, letzteres offenbar deshalb, weil an diesen Stellen durch den Druck der Ligatur die Rindenspannung vermindert sein musste. Außerdem war aber auch die Dicke der Herbstholzschicht, die jedoch schon im August (wie gewöhnlich) zu wachsen aufhört, innerhalb der Ligatur größer als im normalen Zustand. Das Herbstholz dieser Stelle war bei sehr verschiedenen von de Vries untersuchten Arten (z. B. Ahorn, Weide, Pappel, Rosskastanie u. s. w.) aus Holzfasern gebildet, deren Querschnitt in radialer Richtung abgeplattet ist, die Zahl der Gefäße war geringer als im normalen Holz. Diese Beobachtungen zeigen also, dass unter erhöhtem Druck die Bildung von Herbstholz schon zu einer Zeit beginnt, wo bei normalem Wachsthum noch weitzelliges, gefäßreiches Holzgewebe entsteht. Eine Verminderung des Rindendruckes erhält man dadurch, dass die Rinde durch radiale Längsschnitte in mehrere Theile zerspalten wird. Die so entstehenden Rindenstreifen ziehen sich in

Richtung des Umfangs ein wenig zusammen, weil sie vorher in dieser Richtung gedehnt waren; nothwendig wird dabei der Druck, welchen die Rinde auf das Cambium und junge Holz ausübt, vermindert und zwar am meisten unmittelbar neben den Schnitträndern; das neben den letzteren nunmehr entstehende neue Holzgewebe weicht beträchtlich von dem gewöhnlichen Bau des Holzes ab. Die Einschnitte wurden im Juni und Juli gemacht, nachdem die Bildung des normalen Herbstholzes schon angefangen hatte; schon Mitte August zeigte sich, dass die zwei- bis dreijährigen Versuchszweige an den mit Längseinschnitten versehenen Stellen beträchtlich stärker in die Dicke gewachsen waren als oberhalb und unterhalb derselben. Auf den Querschnitten erschien die Dicke der Holzzuwachse in der Nähe der Einschnitte am größten und nahm von da bis zur Mitte zwischen zwei Einschnitten stetig ab. In allen Fällen fand de Vries das außerhalb der schon vor dem Versuch gebildeten Herbstholzschicht neu gebildete Holz, also alles nach der Verminderung des Druckes entstandene, aus Holzfasern zusammengesetzt, welche in radialer Richtung gar nicht abgeplattet waren, und zugleich waren die Gefäße in diesem Holze zahlreicher, d. h. es hatte sich eine Holzschicht unter vermindertem Druck gebildet, die mehr dem Frühjahrs- als dem Herbstholze glich.

Durch diese Erfahrungen finden nun auch die alten Versuche (1801) von Knight ihre Erklärung. Er hatte junge Apfelbäume von ungefähr 1 Zoll Stammdurchmesser so befestigt, dass ihr unterer 3 Fuß hoher Theil unbeweglich wurde, während der obere Stammtheil mit der Krone sich unter dem Druck des Windes beugen konnte. Während der Vegetationszeit nun nahmen die oberen beweglichen Stammtheile beträchtlich, die unteren unbeweglichen viel weniger an Dicke zu, was sich leicht dadurch erklärt, dass durch die Hin- und Herbiegungen der oberen Stammtheile unter dem Wind die Rinde jedesmal auf der convexen Seite gedehnt und so gelockert werden musste, wodurch also der Druck vermindert wurde. Dementsprechend verhielt sich auch der Holzzuwachs bei einem Bäumchen, welches sich unter dem Winde ausschließlich nach Nord und Süd bewegen konnte. In dieser Nord-Südrichtung war der Holzzuwachs stärker und verhielt sich zu dem nach Ost—West wie 13 : 11. Knight selbst gab freilich eine unrichtige Erklärung der von ihm beobachteten Erscheinung.

Die Begünstigung des Holzzuwachses durch Längseinschnitte in die Rinde jüngerer Baumstämme, welche man von der Krone an bis zur Wurzel hinabführt, wird auch praktisch längst verwerthet und wie ich mich seit einigen Jahren überzeugt habe, mit bestem Erfolg: die Stämme wachsen rascher in die Dicke, der dickere Splint kann von den Wurzeln aus der Baumkrone mehr Nahrungswasser zuführen, also die Assimilation begünstigen, die dann ihrerseits auch wieder die Holzbildung im Stamm begünstigt.

Eine neuere Bereicherung unserer Kenntnisse in dieser Richtung verdanken wir einer Untersuchung von Emil Detlefsen (1881), der zuerst dar-

auf hinwies, dass bei excentrisch geschichteten Stämmen und Ästen (z. B. der Kiefer, des Ahorns, der Wallnuss, der Rebe), bei denen also wie in unserer früheren Fig. 318 die Jahresringe auf der einen Seite dicker als auf der anderen sind, auf der Seite des stärkeren Holzzuwachses auch die Rindenbildung ausgiebiger, die Dicke der Rinde beträchtlicher ist; die Nothwendigkeit dieses Verhaltens leuchtet ohne Weiteres ein, da der Druck, welchen die Rinde auf das Holz übt, auch umgekehrt vom Holz auf die Rinde zurückwirkt. Besonders werthvoll sind aber DETLEFSEN's Angaben über die ganz gewöhnlich vorkommenden Ursachen, welche eine Verminderung oder Vermehrung des Rindendruckes bewirken müssen. Überall, wo an einem Stamm ein Ast entspringt, an den Ansatzstellen der Wurzeln findet man ein vermehrtes Dickenwachsthum. Von den Ursprungsstellen der dickeren Äste aus laufen meterlange Wülste den Stamm hinab und ebenso findet man am unteren Ende des Stammes durch dicke, aufwärts laufende Wülste die Ursprungsstellen der großen, seitlich abgehenden Wurzeln kenntlich gemacht. Man findet an den Ästen immer nur in der Richtung gegen die Wurzeln, an den Wurzeln umgekehrt in der Richtung gegen den Stamm verlaufende, stärker verdickte Stellen. Auch über der Ursprungsstelle der Äste und seitlich von ihnen und vice versa bei Wurzeln findet man vermehrtes Dickenwachsthum. Die Erklärung dieser überall zu beobachtenden Thatsache ist nach DETLEFSEN eine sehr einfache: »Durch den in die Dicke wachsenden Zweig und durch eine sich ebenso verhaltende Nebenwurzel wird die Rinde des Organs, an dem dieselben entspringen, aus einander gedrängt, also die Rindenspannung vermindert, was natürlich ein vermehrtes Dickenwachsthum hervorruft. Auch die Ausbreitung der Verdickungswülste ist sehr leicht zu begreifen, wenn man die anatomische Beschaffenheit der Rinde bedenkt. Es ist klar, dass ein auf die Rinde einwirkender Zug in Richtung des Verlaufes der Bastfasern auf viel größere Strecken sich bemerklich machen muss, als in der dazu rechtwinkligen Richtung. Dasselbe gilt natürlich auch von der Verminderung der Rindenspannung und damit ist die Ausbreitung der an den Ursprungsstellen seitlicher Organe auftretenden Verdickungswülste erklärt.

Aus den Dimensionsänderungen der Rinde beim Dickenwachsthum ergeben sich folgende Sätze:

1) Die Spannung eines convexen Rindenstückes wird durch das Dickenwachsthum vermehrt, diejenige eines concaven Rindenstückes wird dagegen durch dasselbe vermindert.

2) Die durch das Dickenwachsthum hervorgerufene Änderung der Rindenspannung ist caeteris paribus um so beträchtlicher, je stärker gekrümmt die Rinde ist.

Denn eine convexe Rindenoberfläche muss sich ja beim Dickenwachsthum vergrößern, die concave dagegen verkleinern und die durch

gleichen Zuwachs hervorgerufenen Größenänderungen der Oberfläche sind um so beträchtlicher, je beträchtlicher die Krümmung der Oberfläche ist«.

Auch die bis dahin nicht erklärten Veränderungen in der Richtung der Äste an einem Baumstamm führt Detlefsen auf dieses Princip zurück; hier aber ist es die Belastung, die den von Jahr zu Jahr länger werdenden Ast mehr und mehr hinabdrückt. »Indem das Gewicht des Astes ihn hinunterzieht, wird er wie jeder gebogene Stab auf seiner Oberseite ausgedehnt, unten dagegen zusammengedrückt; es wird also und zwar am bedeutendsten an der Basis des Astes die Rindenspannung der Oberseite vermehrt, diejenige der Unterseite vermindert. Oft ist die durch die Belastung hervorgerufene Ungleichheit der Rindenspannung an der Insertion der Äste viel beträchtlicher als die durch die Form der Rindenoberfläche an dieser Stelle bedingte. Im ersten Fall entspringen die von den Ursprungsstellen der Äste herablaufenden Wülste an deren Unterseite, während sie sonst von oben über die beiden Seiten der Insertionsstelle hinablaufen«. Zur richtigen Würdigung dieser Betrachtungen muss man allerdings beachten, was schon oben gesagt wurde, dass nämlich jede longitudinale Gewebespannung nothwendig auch Querspannungen und dass umgekehrt jede Querspannung auch Längenspannungen hervorrufen muss.

Annähernd horizontal gerichtete, gerade Äste zeigen nach Detlefsen stets eine Förderung des Dickenwachsthums ihrer Unterseite und zwar ist dieselbe meist an der Basis des Astes am bedeutendsten und nimmt von dort nach der Spitze hin allmählig ab — einseitig belaubte, nahezu senkrecht aufsteigende Äste oder Stämme, die am Rande eines Waldes stehen oder die durch vorherrschende Winde in bestimmter Richtung einseitig in der Entwicklung ihrer Krone gehindert wurden, zeigen stets auf der Seite der vermehrten Belaubung ein überwiegendes Dickenwachsthum. Schon äußerlich sieht man es oft an den Querrunzeln der Rinde, dass sie an der Seite, nach der die einseitige Last der Krone den Stamm hinabdrückt, zusammengedrückt ist, während man die vermehrte Spannung an der convexen Seite solcher Objekte an der glatten Oberfläche der Rinde erkennt: »Hier, sagt Detlefsen, wo die Ungleichheit der Rindenspannung auf der Hand liegt, ist die gewöhnliche Erklärung, dass das excentrische Dickenwachsthum eine Folge der einseitigen Ernährung sei, ganz unhaltbar«.

»Ist die Belaubung bedeutend, fährt er fort, so wird dadurch eine merkliche Formänderung des gebogenen Astes hervorgerufen. So sieht man die älteren Äste unserer Obstbäume durch das Gewicht des Laubes und der Früchte gebogen, immer mehr sich senken, je älter sie werden. Während die jungen Äste der Linde aufstreben, senken die älteren Äste desselben Baumes sich im Bogen zur Erde hinab. Dasselbe sieht man an den älteren Ästen der Kiefern. Die jüngsten verholzten Zweige des Gipfels der Fichte (Picia excelsa) steigen schräge in die Höhe, weiter unten sind die Zweige horizontal, die untersten sogar abwärts gekrümmt.« Noch deutlicher tritt

diese Erscheinung bei kräftigen Exemplaren von Pinus austriaca ein: de zarte Jahrestrieb am Ende jedes horizontalen Astes steht senkrecht au wärts, krümmt sich dann aber ein wenig schief nach außen und wird i Laufe des Jahres immer schiefer und wenn dann im nächsten Jahr der neu Trieb an seinem Ende wieder vertical sich entwickelt, senkt sich das vor jährige Aststück fast horizontal hinab, um in späteren Jahren völlig hori zontal zu werden. So ist also ein horizontal gerade gestreckter Ast diese Baumes aus lauter Jahrestrieben zusammengesetzt, deren jeder anfang vertical stand.

Bei diesen Vorgängen an verholzten Ästen und Stämmen hatten wir e vorwiegend mit einer mehr oder minder großen Hinderung des Wachsthums durch den gegenseitigen Druck der Gewebeschichten zu thun. Ic lasse nun einige Beispiele folgen, welche uns zeigen, wie durch Befreiun von allem Druck lebenskräftige Zellen von Neuem zu wachsen beginnen.

Eines der schönsten Beispiele bietet in dieser Beziehung die sogenannt Tüllenbildung [15]) in den Gefäßen des dicotylen Holzes. Zumal weitere Gefäßröhren der Robinie, Eiche, der Rebe und vieler anderer Hölzer finde man, wenn sie ein gewisses Alter erreicht haben, bei der mikroskopische Beobachtung ganz mit einem parenchymatischen Gewebe erfüllt, welche sogar schon der erste Phytotom, Malpighi, beobachtet und abgebildet hat freilich ohne seinen Ursprung zu ahnen. Erst neuere Untersuchungen, besonders eine sorgfältige Arbeit von Reess 1868 haben den merkwürdigen Ursprung der Tüllen ans Licht gebracht: sie entstehen nämlich dadurch, dass die sehr dünnen Schließhäute der gehöften Tüpfel da, wo die Gefäße an saftige Parenchymzellen grenzen, unter dem Turgor der letzteren in das Gefäßrohr hineingewölbt werden und nun lebhaft zu wachsen beginnen. Es bildet sich ein keulenförmiger Schlauch, der weiter wachsend Zelltheilungen erfährt und wenn aus zahlreichen Tüpfeln derartige Gebilde hervorwachsen, so erfüllen sie den Raum des Gefäßrohres, drücken sich gegenseitig und erzeugen so ein parenchymatisches Gewebe.

Der ganze Vorgang wäre ganz unmöglich, wenn das Gefäßrohr selbst mit Saft erfüllt und turgescent wäre; so aber wie die Sachen liegen, verliert das Gefäß seinen Saft, sogar die in ihm enthaltene Luft ist verdünnt und so muss der Turgor der benachbarten Parenchymzellen die feinen Schließhäutchen der Tüpfel in den Gefäßraum hinauswölben. Etwas Ähnliches, aber in größerem Maßstabe beobachtete ich schon 1854 an hohl gewordenen Internodien von Bohnenkeimpflanzen: die Markzellen, welche die Höhlung umgaben, waren zu keulenförmigen oder kugeligen Papillen in den Hohlraum hineingewachsen und hatten sich sogar vielfach getheilt. Dieselben Zellen würden aber, wenn das Mark nicht durch stärkere Dehnung der äußeren Gewebeschichten zerrissen worden wäre, in gewohnter Weise sich gegenseitig drückend, polyedrische Parenchymzellen geblieben sein.

Die einseitige Aufhebung des Druckes, dem die Gewebezellen normal unterliegen und der ihr freies Wachsthum hindert, kann künstlich sehr einfach dadurch erreicht werden, dass man einen saftigen Stengel oder eine Blattrippe, selbst Wurzeln der Quere nach abschneidet, die Schnittfläche mit Wasser oder feuchter Erde umgiebt; in diesem Falle tritt, wenn auch nicht immer, so doch bei sehr vielen Pflanzenarten die sogenannte Callusbildung ein, die wesentlich darin besteht, dass alle noch lebenskräftigen Zellen der Epidermis, des Rindenparenchyms, des Cambiums u. s. w. nunmehr aus der Schnittfläche herauswachsen, sich theilen und so einen schließlich die Schnittfläche bedeckenden Wulst saftigen Gewebes bilden, den man Callus nennt. Diese Calluswülste haben zudem die hochmerkwürdige Eigenschaft, dass in ihnen neue Vegetationspunkte von Sprossen und Wurzeln entstehen, aus denen sich neue Pflanzenindividuen entwickeln. Ungemein leicht kann man Calluswülste bekommen, wenn man größere armsdicke oben und unten glatt abgeschnittene Aststücke von Pappeln und manchen anderen Bäumen während des Winters in einem feuchtwarmen Raume aufbewahrt; dann quillt an der Grenze von Rinde und Holz ein dicker Calluswulst hervor, und ganz ähnlich ist es, wenn lebensfrische Laubbäume oberhalb der Erde quer abgeschnitten werden; in solchem Falle sieht man nicht selten aus dem Calluswulst, welcher sich an der Schnittfläche des bewurzelten Theiles bildet, Dutzende, selbst Hunderte von jungen Laubsprossen hervortreten.

Genauere Untersuchungen über die Callusbildung hat HANSEN[16]) an abgeschnittenen Blättern und Blüthenstielen von Achimenes grandis, Blättern von Begonia rex und Sprossen von Peperonia angestellt. Diese Organe mit der Schnittfläche in Wasser, feuchten Sand oder Erde eingesetzt, bilden an derselben den Callus. Der Schnitt, durch welchen der »Steckling« von der Mutterpflanze getrennt wird, ist der äußere Anstoß zum Beginn der Wachsthumsvorgänge an der Wundfläche. Zunächst stirbt die Zellenschicht, welche die Schnittfläche begrenzt, ab; dieses todte Gewebe wird häufig noch durch Bildung einiger Korkschichten vom lebendigen Gewebe getrennt, ein auch sonst gewöhnlicher Vorgang, der durch Verwundung an lebensfähigen Gewebemassen hervorgerufen wird. Unter diesem Schutz beginnt nun ein lebhaftes Wachsthum aller noch mit Protoplasma versehenen Gewebselemente: der Epidermiszellen, des Collenchyms und des Rindengewebes. Die Epidermiszellen erfüllen dabei noch eine besondere Aufgabe, indem sie zu langen Wurzelhaaren auswachsen, die dem jungen Callus Wasser und Nährsalze zuführen. Dieser wächst nicht bloß aus der Schnittfläche heraus, sondern breitet sich auch in den Querrichtungen seitlich aus, so dass der Stiel eines Blattstecklings oft um das Doppelte seines ursprünglichen Durchmessers anschwillt und der Callus als dickes Polster das abgeschnittene Ende des Blattstieles einnimmt. Diese Gewebemasse besteht anfangs aus lauter gleichartigen Parenchymzellen; nach einiger

Zeit aber differenziren sich in derselben zahlreiche Gefäßbündel, die nach allen Richtungen gegen die Oberfläche des Callus hinziehen. An verschiedenen Orten des Callusgewebes werden nunmehr beliebige oberflächliche Zellen protoplasmareich, sie theilen sich lebhaft und erzeugen ein kleinzelliges embryonales Gewebe, welches von dem umliegenden Callusgewebe auffallend absticht. Bald erheben sich diese embryonalen Gewebemassen oder Vegetationspunkte, erzeugen Blätter und erscheinen also als junge Sprosse. Gleichzeitig werden Wurzeln im Innern des Callusgewebes angelegt, welche dasselbe durchbohrend in die Erde eindringen und zur Ernährung der neuen Sprosse beitragen. — An abgeschnittenen Begoniablättern, welche man flach auf feuchten Sand gelegt hat, lassen sich noch andere merkwürdige Erscheinungen beobachten: zunächst wird durch den Schnitt, welcher den Blattstiel abgetrennt hat, nicht nur an der Schnittwunde allein die Bildung von Callus, Sprossen und Wurzeln hervorgerufen, sondern auch an einer davon entfernten Stelle, nämlich da, wo der Blattstiel in die Blattspreite übergeht und wo zugleich die Hauptrippen des Blattes entspringen, finden dieselben Processe statt. Durchschneidet man an einem so behandelten Blatt die Nerven an beliebigen Stellen, so bilden sich an denselben ebenfalls Calluspolster, Sprosse und Wurzeln. Außerdem werden aber merkwürdiger Weise auch vereinzelte Zellen in der Epidermis der Blattnerven, welche von der Schnittfläche weit abliegen, zu neuem Leben angeregt. Sie wachsen lebhaft, es entstehen in ihnen Theilungswände nach verschiedenen Richtungen hin und schließlich bildet sich auf diese Weise aus einer einzelnen Epidermiszelle der kleinzellige Vegetationspunkt eines neuen Sprosses.

Diese und zahlreiche andere Beobachtungen zeigen, dass ein an einem Pflanzenorgan angebrachter Schnitt bei sonst günstigen Vegetationsbedingungen als Wachsthumsreiz zu betrachten ist, als ein Anstoß zu weitgehenden und complicirten Wirkungen: zunächst freilich wird das dem Schnitt benachbarte Gewebe eben nur von seinen Wachsthumshindernissen befreit, worauf der Anfang der Callusbildung beruht; ist diese jedoch bis zu einem gewissen Grade fortgeschritten, so entstehen in dem Callusgewebe Vegetationspunkte, die an und für sich natürlich nicht als unmittelbare Wirkungen des angebrachten Schnittes, sondern als vielfach vermittelte Folgen desselben zu betrachten sind.

Wenn die vorausgehenden Betrachtungen und Thatsachen zeigen, dass die Gewebezellen bei ihrem Wachsthum einerseits passiven Zerrungen und Druckwirkungen unterliegen, andererseits aber selbst genöthigt sind, in dieser Weise mechanisch auf ihre Umgebung zu wirken, so ist damit gesagt, dass durch die Wachsthumsvorgänge im Innern des Gewebes im mechanischen und physikalischen Sinne des Wortes Arbeit geleistet wird. Durch diese letztere wird jedoch der Kräftevorrath der wachsenden Zellen noch nicht ganz erschöpft, wie ohne Weiteres daraus folgt, dass wachsende

Pflanzenorgane auch nach außen hin auf Körper, welche mit ihnen in Berührung sind, namhafte Druckkräfte geltend machen können. Ganz gewöhnlich findet dies statt, wenn die Spitzen wachsender Wurzeln genöthigt sind, in festem Erdreich sich den Weg zu bahnen, wobei sie zwischen den kleinen Theilchen des Bodens nicht nur einfach hingleiten, sondern diese aus einander drängen: die unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt jeder Wurzel liegende, in Streckung begriffene Region stößt die mit der Wurzelhaube bekleidete Spitze vorwärts, diese wird also zwischen die dicht gedrängten Bodentheile so hineingetrieben, wie etwa ein gehämmerter Nagel in ein Brett. Die klarste Vorstellung von dieser äußeren Arbeit, welche bei dem Wachsthum neben der inneren geleistet wird, gewinnt man dann, wenn man die dickeren Hauptwurzeln kräftiger Keimpflanzen so zu wachsen veranlasst, dass die Spitzen genöthigt sind, in Quecksilber einzudringen: diese Flüssigkeit, welche 14 Mal schwerer ist als Wasser, daher auch ungefähr

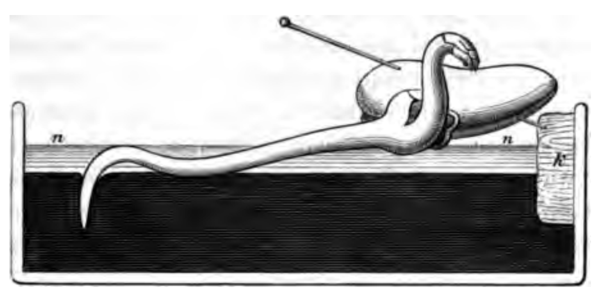


Fig. 355. Eine Keimpflanze von Vicia Faba, deren Wurzel und Keimstengel gerade waren, so gelegt, dass die Wurzelspitze auf dem Quecksilberniveau (in der Figur schwarz) fast horizontal lag und in dieser Stellung mit der Nadel an dem Kork *k* festgesteckt; *n n* Wasserschicht auf dem Quecksilber. Die Figur zeigt die Keimpflanze ungefähr 24 Stunden später; die Wurzel hat sich an ihrem wachsenden Theil scharf abwärts gekrümmt, so dass die Spitze senkrecht in das Quecksilber eindringt; der Widerstand, den sie dabei erfährt, zeigt sich an der Form der Wurzel hinter dem abwärts gekrümmten Theil; der Stengel hat sich an seinem Basaltheil scharf aufgerichtet; die nickende Lage der Knospe ist unabhängig von der Schwere, eine Nutationserscheinung.

14 Mal so schwer als die wachsende Wurzelspitze selbst, leistet dem Eindringen derselben natürlich einen sehr namhaften Widerstand; dennoch dringt die Wurzelspitze 1—3 Ctm. tief ein und sie würde gewiss noch tiefer eindringen, wenn nicht das ihr dicht anliegende Quecksilber sie vergiftete und zugleich an der Athmung verhinderte. Viel gewaltiger sind die Wirkungen nach außen an wachsenden Baumstämmen mit harter Borke: ich hatte selbst Gelegenheit zu sehen, wie bei windstillem Wetter durch das bloße Dickenwachsthum eines älteren Baumes eine solid gebaute Steinmauer umgeworfen wurde. Zu den häufiger zu beobachtenden Erscheinungen in dieser Richtung gehört die langsame Hebung großer, mächtiger, schwerer Bäume durch ihre oberflächlichen mit kräftigem Dickenwachsthum begabten Wurzeln: es ist eine ganz gewöhnliche Erscheinueg, dass alte Pappeln, Kiefern und Tannen mit ihren oberen horizontalen Wurzeln später über die Oberfläche des Erdreiches hervortreten; die Unterseite dieser anfangs ganz in der Erde verborgenen Wurzeln stemmt sich an die immer

fester werdende Unterlage und beim fortschreitenden Wachsthum müssen nicht nur die Wurzeln selbst in Folge dieses Widerstandes aus der Erde heraustreten, sondern gleichzeitig auch den oft viel Tausend Kilogramme schweren Stamm mitemporheben. W. S. Clark, der sich mit diesen Erscheinungen beschäftigt hat, erinnert zunächst an die bekannte Thatsache, dass die zarten Keimpflanzen von Bohnen, Eichen und dgl. oft Erdschollen von namhafter Größe emporstoßen und erzählt, dass in England ein Grenzstein von 80 Pfund Gewicht durch drei große unter ihm emporwachsende Pilze weggestoßen worden sei, und es sei der Fall bekannt, dass ein Haselbaum in England, der zufällig durch das centrale Loch eines Mühlsteines gewachsen war, dieses vollständig ausfüllte und sodann durch das Dickenwachsthum seiner Wurzeln gehoben auch den Mühlstein mitgenommen habe. Um diese äußere Arbeit des Wachsthums näher kennen zu lernen, brachte Clark an einer jungen Kürbisfrucht eine hier nicht näher zu beschreibende aus einer Art Eisenpanzer bestehende Vorrichtung an, durch welche es möglich war, auf die Oberfläche der Frucht schließlich ein Gewicht von mehr als 4000 Pfund einwirken zu lassen, welches noch immer das Wachsthum nicht gänzlich hinderte. Leider ist der Versuch nicht genau genug beschrieben, um ein ganz klares Urtheil zu gewinnen, indes ergiebt eine auf sehr wahrscheinliche Voraussetzungen begründete Berechnung, dass auf einen Quadratzoll Fläche doch nur 18 Pfund Gewicht zu rechnen war, was wenig mehr als den Druck einer Atmosphäre ausmachen würde.

Anmerkungen zur XXXIII. Vorlesung.

1) Der Inhalt dieser Vorlesung ist in der Hauptsache, aber viel ausführlicher als hier schon in der III. und IV. Aufl. meines Lehrb. unter dem Titel: »Mechanik des Wachsthums« mitgetheilt worden und wo hier besondere Literaturangaben nicht gemacht sind, verweise ich ein für alle Mal auf das genannte Kapitel meines Lehrbuchs, wo überhaupt zum ersten Mal die mechanischen Gesichtspunkte des Wachsthums der Zellen und Gewebe im Zusammenhang zur Geltung gebracht worden sind. Betreffs der Gewebespannung ist jedoch auch mein Handbuch der Exp.-Phys. von 1865 und zwar die letzte Abhandlung daselbst zu vergleichen.

2) Gregor Kraus: »Über die Wasservertheilung in der Pflanze«, Festschrift der naturforsch. Ges. in Halle, 1879.

3) Die verschiedene Bedeutung von Protoplasma und Zellstoffhaut für die Diffusionsvorgänge an lebenden Zellen wurde zuerst von Naegeli in seiner Abhandlung über den »Primordialschlauch« (Pflanzenphysiol. Untersuchungen von Naegeli und Cramer, Heft I, 1855, S. 1) erkannt und grundlegend bearbeitet. Später haben sich vorwiegend de Vries (Sur la perméabilité du protoplasma des betteraves rouges. Archives Néerlandaises VI, 1871, pag. 117) und Pfeffer (Osmotische Untersuchungen 1877) mit dieser Thatsache beschäftigt.

4) Über die Größe der endosmotischen Kraft und dementsprechend des Turgors der Zellen findet man sehr ausführliche Angaben in Pfeffer's »Osmotischen Untersuchungen«, Leipzig 1877.

5) Hugo de Vries: »Über die Bedeutung der Pflanzensäuren für den Turgor der Zellen«, bot. Zeitung 1879, pag. 847.

6) H. de Vries: »Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung«, Leipzig 1877 — eine Schrift, deren Studium jedem unentbehrlich ist, der sich mit der Mechanik des Wachsthums näher bekannt machen will.

7) Über den Begriff der Spannungsintensität bei der Gewebespannung, vor Allem darüber, dass die bloßen Lagenänderungen der getrennten Gewebestreifen nur dann ein Maß für die dabei obwaltenden Kräfte bieten, wenn die Dehnbarkeit der verglichenen Gewebe unverändert bleibt, und andere hierher gehörige Betrachtungen findet man Ausführlicheres in meinem Lehrbuch, IV. Aufl., 1874, pag. 763, wo auch zahlreichere Beispiele für das Verhalten getrennter Gewebestreifen wachsender Sprosstheile zu finden sind.

8) Die Querspannung zwischen Rinde und Holz wurde zuerst von Gregor Kraus, bot. Zeitung 1867, pag. 113, ausführlich untersucht.

9) Ebend. pag. 121 hat auch Kraus zuerst die periodischen Änderungen der Gewebespannung beschrieben.

10) »Über Verkürzung pflanzlicher Zellen durch Aufnahme von Wasser« von Hugo de Vries, bot. Zeitung 1879, pag. 650.

11) Die erste geometrische und mechanische Behandlung der Anordnung der Zellen auf dem Querschnitt des Holzes ist die von Naegeli in seiner Abhandlung: »Über das Dickenwachsthum des Stengels und Anordnung der Gefäßstränge bei den Sapindaceen«, München 1864.

12) Emil Detlefsen: »Über Dickenwachsthum cylindrischer Organe« (1878) in den Arb. d. bot. Inst. in Wrzbg. Bd. II, pag. 18. Die im Text weiter hinten erwähnte Unter-

suchung DETLEFSEN's: »Versuch einer mechanischen Erklärung des excentrischen Dickenwachsthums verholzter Axen nnd Wurzeln«, Wismar 1881, findet man nochmals abgedruckt in den Arb. d. bot. Inst. in Wrzbg. Bd. II, pag. 670.

13) Abweichend von der im Text vorgetragenen Ansicht über die Ursache der Verschiedenheit von Frühlings- und Herbstholz äußert sich E. ROUSSOW in seiner sehr gründlichen Untersuchung: »Über die Entwicklung des Hoftüpfels, der Membranen der Holzzellen und des Jahresringes bei den Abietineen, in erster Linie von Pinus silvestris« in der 134. Sitzung der Dorpater Naturforscher-Ges., 24. Dez. 1881.

14) HUGO DE VRIES: »Über den Einfluss des Rindendruckes auf den anatomischen Bau des Holzes«, Flora 1875, Nr. VII und ferner: »Über Wundholz«, Flora 1876.

15) MAX REESS: »Zur Kritik der BÖHM'schen Ansicht über die Entwicklungsgeschichte und Funktion der Tüllen«, bot. Zeitung 1868, pag. 1.

16) HANSEN's Untersuchungen über Callusbildungen finden sich in seiner Schrift: »Vergl. Untersuch. über Adventivbildungen« in den Abhandlungen der Senkenbergischen naturf. Ges. Bd. XII, 1881.

FÜNFTE REIHE.

DIE REIZBEWEGUNGEN.

XXXIV. Vorlesung.

Betrachtungen über die Reizbarkeit überhaupt.

Mit dem Worte Reizbarkeit bezeichne ich die nur den lebenden Orga-
ismen eigenthümliche Art, auf Einwirkungen, welche dieselben treffen,
ı reagiren. Das ist freilich zunächst eine bloße und zwar willkürliche
'orterklärung; derartige Begriffsabgrenzungen sind jedoch zur gegenseiti-
n Verständigung nöthig, werden aber leider gerade auf naturwissenschaft-
hem Gebiete gewöhnlich als überflüssig bei Seite geschoben. Dass eine
lche bloße Worterklärung, die ich mir übrigens erst nach langjährigem
achdenken zurecht gelegt habe, ihren Nutzen hat, wird ohne Weiteres aus
lgenden Bemerkungen einleuchten: ich sage die Art, wie nur lebende
rganismen auf Einwirkungen reagiren, ist Reizbarkeit; damit will ich
eichzeitig erklärt haben, dass im Gewebe alle Reizbarkeit durch das Pro-
plasma vermittelt wird; denn in einem Punkte herrscht keine Meinungs-
rschiedenheit, dass nämlich allen Lebensprocessen das Protoplasma zu
runde liegt und dass, wo kein Protoplasma vorhanden ist, auch keine
bensprocesse stattfinden. Daraus folgt aber, dass die wesentlichste Ur-
che aller Reizerscheinungen, weil wir dieselben als eine Eigenschaft nur
r lebendigen Organismen betrachten, im Protoplasma liegen muss. Und
der That haben die Untersuchungen in allen Fällen, wo es gelungen ist,
Reizerscheinungen hinreichend zu analysiren, zu dem Ergebniss ge-
rt, dass das lebendige Protoplasma dabei eine Hauptrolle spielt, womit
rdings nicht gesagt sein soll, dass eine Reizerscheinung ganz ausschließ-
durch die Eigenschaften des Protoplasmas bedingt sei; vielmehr kön-
Einrichtungen, welche erst in secundärer Weise von dem gereizten
toplasma beeinflusst werden, den schließlichen äußeren Charakter einer
erscheinung besonders an einem complicirter gebauten Organ ganz
entlich bestimmen.

Zugleich geht aus dem Gesagten hervor, dass alle lebenden Zellen,
engewebe und lebenden Organe der Pflanzen unserer Definition ent-
chend reizbar sein müssen; denn sie alle enthalten Protoplasma und es

ist kein Zweifel, dass alles Protoplasma, wenigstens in gewissen Zuständen reizbar ist, d. h. auf äußere Einwirkungen in einer Weise reagirt, wie leblose Körper es für gewöhnlich nicht thun, obgleich, wie wir später sehen werden, auch an Krystallen Reaktionen eintreten, die eine ganz auffallende Ähnlichkeit mit gewissen Reizerscheinungen darbieten.

Andererseits schließt unsere Worterklärung der Reizbarkeit die Annahme aus, als ob jede beliebige Reaktion organisirter Körper überhaupt schon als Reizbarkeit betrachtet werden könnte. Zunächst sind nämlich organisirte Körper, ganz abgesehen von ihren specifischen Eigenschaften, auch zugleich physikalische Objekte und müssen den Gesetzen der Physik entsprechend auf äußere Einwirkungen reagiren: wenn z. B. wachsende Getreidehalme und andere Sprossaxen unter dem Druck des Windes sich biegen und dann wieder aufrichten, so ist das einfach eine Folge ihrer Elasticität, also einer physikalischen Eigenschaft, und ebenso wenn die Zellhaut einer turgescirenden Zelle gedehnt ist und durch Aufhebung der Turgescenz sich zusammenzieht, so ist auch das eine Wirkung von physikalischer Natur. Legt man eine langstenglige Pflanze freischwebend horizontal, so biegt sich der Stengel anfangs mehr oder weniger abwärts, weil er biegsam und elastisch ist; das ist seine physikalische Eigenschaft; lassen wir ihn aber in dieser Lage ruhig verharren, so finden wir nach einigen oder vielen Stunden, dass sich nunmehr der noch im Wachsthum begriffene Gipfeltheil des Stengels aufrichtet, bis er vollkommen senkrecht steht und das ist keine physikalische, sondern eine physiologische Erscheinung, die nur an einer lebenden Pflanze und nur dann eintritt, wenn der betreffende Theil des Stengels noch im Wachsthum begriffen ist.

Wo möglich noch deutlicher tritt die Richtigkeit des oben ausgesprochenen Satzes bei manchen Bewegungen von Pflanzentheilen hervor, die in der That äußerlich eine große Ähnlichkeit mit manchen Reizerscheinungen haben und dennoch rein physikalische und mechanische Wirkungen sind, da sie an abgestorbenen, wenn auch organisirten Körpern eintreten: die oberen Blätter des gemeinsamen Hüllkelches der Carlina acaulis, einer distelartigen Pflanze, schlagen sich, wenn die ganze Pflanze längst abgestorben ist, strahlenartig nach außen und abwärts und verharren, so lange sie trocken bleiben, in dieser Lage. Taucht man jedoch einen solchen abgestorbenen Blüthenkopf in Wasser oder lässt man ihn in sehr feuchter Luft verweilen, dann richten sich die erwähnten Blattgebilde aufwärts und einwärts, der ganze, trockene Blüthenkopf schließt sich und wenn später wieder stärkere Austrocknung erfolgt, so öffnet er sich wieder, d. h. die Hüllblätter des Blüthenkopfes schlagen sich wieder auswärts und abwärts. Noch viel rascher erfolgen dieselben Veränderungen an den oberen Hüllkelchblättern einer anderen Composite, des Myriocephalus. In beiden Fällen sind es kurze Querzonen am unteren Theil der vertrockneten Hüllblätter, welche die genannten Bewegungen bewirken: die Zellwände an der Unter-

seite dieser Stelle quellen, wenn sie Wasser imbibiren, stärker auf als die der Oberseite und wenn sie vertrocknen, ziehen sie sich auch stärker zusammen als jene, wodurch die beschriebenen Bewegungen hervorgerufen werden.

Auf ganz ähnlichen Erscheinungen der mit Wasseraufnahme und Wasserabgabe verbundenen Volumenänderung von Zellwänden beruhen die sehr mannigfaltigen Bewegungen trockener Früchte und ihrer Theile, die zuweilen einen sehr complicirten Verlauf nehmen können, wie schon pag. 251 angedeutet wurde. Aber auch in vielen anderen Fällen kommt Ähnliches vor. Ich will nur die sogenannte Rose von Jericho erwähnen, eine Pflanze aus der Familie der Cruciferen, welche in Ägypten wild wächst, bei uns aber sich leicht kultiviren lässt: ihre strahlenartig auf der Erde ausgebreiteten Äste, an denen die reifen Früchte sitzen, schlagen sich, wenn die ganze Pflanze vertrocknet und abgestorben ist, in der Art nach innen, wie etwa die ausgestreckten fünf Finger einer Hand sich zusammenlegen, wenn man eine Faust bildet. Wird die trockene Pflanze befeuchtet, so öffnen sich die zusammengeballten Zweige wieder — ein Vorgang, der auch bei manchen anderen Pflanzen, z. B. einer amerikanischen Lycopodiumart stattfindet; und wieder auf ähnlichen Vorgängen beruhen die hygroskopischen Bewegungen am Peristom der Laubmooskapseln (pag. 178) und viele andere Vorgänge im Pflanzenreich. In allen solchen Fällen aber handelt es sich nicht um Reizerscheinungen, sondern um rein physikalische Wirkungen, nämlich um die Imbibition des Wassers und die dadurch bewirkte Volumenveränderung der betreffenden Zellwände.

Dabei kommen wir noch auf einen sehr charakteristischen Punkt, der alle Reizerscheinungen auszeichnet, nämlich auf die *Disproportionalität, welche zwischen der schließlichen Reizwirkung und der äußeren Reizursache besteht.* In den zuletzt betrachteten Fällen von Bewegungen pflanzlicher Theile durch Imbibition und Austrocknung besteht zwischen Ursache und Wirkung eine leicht verständliche Proportionalität: wenn ein gewisses Quantum von Wasser in Zellwände eindringt, so dehnen sich diese dem Wasservolumen entsprechend aus und davon hängt dann die Bewegung ab; ebenso entspricht die Krümmung eines biegsamen Strohhalmes oder holzigen Astes dem Druck, welcher von außen her einwirkend die Krümmung erzeugt und den einfachsten Fall derartiger, rein mechanischer Einwirkungen haben wir z. B. dann, wenn eine elastische Kugel von einer anderen ebenso großen und gleichbeschaffenen, elastischen Kugel angestoßen wird; bekanntlich kommt die letztere zur Ruhe, weil sie ihre ganze Bewegungsgröße an die erstere abgiebt. Das Alles hat mit Reizerscheinungen keine Ähnlichkeit; vielmehr liegt ein ganz charakteristisches Moment der letzteren darin, dass sowohl die Qualität als auch die Quantität einer Reizwirkung keinerlei Ähnlichkeit oder Proportionalität mit der Reizursache zu haben braucht, worin eben das eigenthümlich Sonderbare, ja sogar Verblüffende

der Reizwirkungen besteht und hier liegt wohl auch der Grund, war man bis auf die neuere Zeit die Reizerscheinungen, die im Grunde identi sind mit dem Leben, als etwas der übrigen Natur ganz Fremdartiges geg überstellte, indem man sie als die Wirkungen einer ganz absonderlic Kraft, der Lebenskraft, auffasste. Allein eine ruhige Prüfung der obwalt den Umstände führt denn doch zu einem ganz anderen Ergebniss. Die a fallende qualitative und quantitative Ungleichartigkeit von Reizwirkung u Reizursache entsteht vielmehr dadurch, dass in dem lebendigen, reizbar Organ eben schon eine Reihe von Ursachen vorhanden sind, welche m dem äußeren Anstoß zusammengenommen die Reizwirkung erzeugen. D Disproportionalität von Reizursache und Reizwirkung ist eben nur ei scheinbare, keine wirkliche, wie aus den weiteren Betrachtungen no klarer hervorgehen wird, zunächst aber mag die Thatsache, um die es si hier handelt, noch an einigen Beispielen klar gelegt werden.

Wenn man wachsende Stengel oder Blattstiele längere Zeit von eine Seite her beleuchtet, so krümmen sie sich gewöhnlich in der Art, dass di Gipfeltheile sich nach der Lichtquelle hin wenden; es ist nicht zweifelhaft dass die Lichtstrahlen diese Krümmung bewirken, aber ebenso wenig zweifelhaft ist es, dass die mechanische Kraft dieser Lichtstrahlen be weitem nicht hinreichen würde, eine solche Krümmung der Pflanzentheile zu bewirken, vielmehr müssen ganz besondere Einrichtungen in diesen letzteren vorhanden sein, welche durch die Lichtstrahlen angeregt jene Krümmung vermitteln. Noch auffallender sind in dieser Beziehung die geotropischen Krümmungen: legt man einen aufwärts wachsenden Stengel horizontal, so krümmt er sich aufwärts, thut man dasselbe mit einer Hauptwurzel, so krümmt sie sich an ihrer Spitze abwärts: die bloße Lagenveränderung der Wachsthumsaxe dieser Organe gegen den Erdradius, gegen die Richtung der Schwerkraft bewirkt Veränderungen des Längenwachsthums, die zunächst in gar keiner begreiflichen mechanischen Beziehung zu den sonstigen Wirkungen der Schwerkraft stehen; dass es sich dabei aber ganz und gar um eine durch die Organisation des Pflanzentheiles bedingte Vermittlung handelt, folgt ohne Weiteres aus dem erwähnten Umstand, dass der eine Pflanzentheil sich aufwärts, der andere sich abwärts krümmt, wenn seine Lage zum Erdradius verändert worden ist.

Ähnlich finden wir die Disproportionalität zwischen Ursache und Wirkung, wenn durch eine leise Berührung an der Unterseite des Bewegungsorgans ein Mimosenblatt plötzlich schlaff herabsinkt und seine Theile sich zusammenfalten oder wenn eine ähnliche Wirkung durch bloße plötzliche Verdunkelung erzielt wird. Und ähnlich verhält es sich bei allen Reizerscheinungen nicht bloß bei den Pflanzen, sondern auch bei den Thieren und an unserem eigenen Körper: welche qualitative Ähnlichkeit oder quantitative Proportionalität besteht z. B. zwischen den Schwingungen des Lichtäthers und unserer Lichtempfindung, den Schwingungen der Luft und

unserer Tonempfindung? Noch deutlicher tritt das, was ich hier erläutern will, an den zahllosen Reflexbewegungen unseres Körpers hervor.

Zur leichteren Orientirung wird es dienen, wenn wir nochmals uns über die bloße Bedeutung gewisser Worte zu verständigen suchen, weil gerade hier durch falschen Gebrauch derselben die größte Verwirrung in der Sache selbst angerichtet werden kann, wogegen wir uns um so mehr schützen müssen, als die Schwierigkeiten in der Sache selbst groß genug sind und nicht noch durch unbestimmten Sprachgebrauch vergrößert werden sollen. Es wird gut sein, die drei Begriffe »Reizursache, Reizwirkung und Reizbarkeit oder reizbare Struktur« scharf aus einander zu halten.

Reizursachen nenne ich Veränderungen in der Umgebung der reizbaren Organe, durch welche Reizwirkungen hervorgerufen werden. Die Erfahrung zeigt, dass Veränderungen in der Lichtintensität, Schwankungen der Temperatur, Änderungen elektrischer Zustände, momentane Erschütterung, eintretender Druck u. s. w. als Reizursachen auftreten können. Dagegen ist constante Beleuchtung, constante Temperatur u. s. w. nicht als eine Reizursache zu betrachten. Wohl aber ist es denkbar, dass auch bei constanten äußeren Lebensbedingungen die inneren Zustände der reizbaren Organe sich ändern, dass also ihre Reaktionsfähigkeit gegen unveränderte äußere Einwirkungen eine andere wird, was dann ebenso wirken muss, als ob die Einwirkung der äußeren Umstände sich geändert hätte. Hauptsache ist, dass überhaupt eine Veränderung, ob sie von innen oder von außen her erfolgt, als Reizursache zu betrachten ist; denn bleiben sowohl die äußeren, wie die inneren Zustände constant, so scheint irgend eine Reizursache gar nicht vorhanden zu sein. In den allermeisten Fällen, wo es sich um Reizerscheinungen handelt, macht sich die Richtigkeit dieser Erwägungen sofort geltend; dagegen giebt es eine Reihe sehr häufig vorkommender Lebenserscheinungen, die sich kaum anders als unter die Reizwirkungen subsummiren lassen, die aber dennoch gerade bei constanten äußeren Umständen mit besonderer Deutlichkeit hervortreten. Das sind diejenigen Bewegungen, welche ich früher als die autonomen oder unabhängig periodischen bezeichnet habe und auf welche wir nachher noch ausführlicher zurückkommen.

Es wurde schon gesagt, dass ein auffallender Charakter der Reizerscheinungen darin liegt, dass sie weder in qualitativer noch in quantitativer Beziehung den Reizursachen entsprechen und gerade darin liegt das wesentlich Unterscheidende der Reizerscheinungen gegenüber den einfach mechanischen, physikalischen und chemischen Wirkungen. Es wurde aber auch schon angedeutet, worin eigentlich die Erklärung dieses merkwürdigen Umstandes liegt, nämlich in der reizbaren Struktur der Organe.

Vielleicht trägt es zum Verständniss dieser Behauptung bei, wenn wir auch hier wieder Beispiele zunächst aus der leblosen Natur uns vergegenwärtigen. Etwas Ähnliches wie eine Reizerscheinung finden wir beispiels-

weise an einer geheizten Dampfmaschine, deren Ventil plötzlich geöffn
wird: vorher in Ruhe, geräth durch die bloße Öffnung des Ventils die Ma
schine in Bewegung und verrichtet eine bestimmte Arbeit; die Möglichke
dazu war schon vorher in der Spannung des Dampfes und in dem innere
Bau der Maschinentheile gegeben, es fehlte eben nur noch der äußere An
stoß, durch den das Ventil geöffnet wurde, um die Wirkung der Maschin
hervorzurufen, deren Bewegung jedoch wesentlich von der Construktio
und Zusammensetzung ihrer Theile abhängt; es leuchtet ein, dass wede
die bloße Handbewegung bei der Öffnung des Ventils, noch die bloß
Dampfspannung, die dadurch in Aktion gesetzt wird, die Ursache der Ar
beit einer Dampfmaschine darstellt, dass diese vielmehr zum großen The
in der inneren Struktur der letzteren zu suchen ist, und in diesem Sinn
haben wir auch die innere Struktur der Pflanze, welche durch gelegen
liche äußere Veränderungen in Bewegung gesetzt wird, als die wesentlich
Ursache der Reizerscheinungen zu betrachten.

Den klarsten Ausdruck für den inneren Zustand eines reizbaren Organs gewinnen wir vielleicht dadurch, dass wir sagen, es befinde sich in dem Zustand eines labilen Gleichgewichtes seiner Theile, jedoch mit dem Zusatz, dass jede Störung dieses labilen Gleichgewichtes eher oder später wieder ausgeglichen wird, womit dann der reizbare Zustand wieder eintritt, denn das Charakteristische der reizbaren Organe besteht darin, dass in Folge einer Reizursache zwar eine Reizwirkung erzielt wird, d. h. ein neuer Zustand, in welchem die gleiche Reizursache nicht mehr wirksam sein kann, dass jedoch nach einiger Zeit die Reizwirkung aufhört, das Organ wieder in seinen ursprünglichen Zustand zurückkehrt, wo es dann abermals von derselben Reizursache zu der gleichen Reizwirkung veranlasst werden kann. Das den reizbaren Organen Eigenthümliche liegt weniger darin, dass sie vermöge des labilen Gleichgewichtes ihrer Theile in Bewegung gerathen, als vielmehr darin, dass sie später wieder ihren reizbaren Zustand, ihr labiles Gleichgewicht von selbst annehmen.

Verweilen wir noch einige Zeit bei diesen Erwägungen! Als ein sehr bekanntes Beispiel labilen Gleichgewichtes können wir ein Kartenhaus, wie Kinder es bauen, betrachten: ein kleiner Anstoß genügt, um den ganzen künstlichen Bau zusammenstürzen zu lassen; auch da haben wir eine auffallend große Wirkung in Folge einer kleinen Ursache, wie es bei Reizerscheinungen gewöhnlich ist, allein das eingestürzte Kartenhaus baut sich nicht von selber wieder auf und dadurch unterscheidet es sich von einem reizbaren Organ. Ganz ähnliches findet sich aber bei Krystallen: dieselbe chemische Verbindung, dasselbe Salz kann nicht selten in zwei verschiedenen Formen krystallisiren, aber so, dass die eine Krystallform nur unter ganz bestimmten eng begrenzten äußeren Bedingungen entsteht, einem labilen Gleichgewicht der Moleküle entspricht, während die andere

Krystallform desselben Salzes eine stabile ist; jene labile Anordnung der Moleküle kann daher durch unbedeutende äußere Veränderungen in diese zweite stabile Form verwandelt werden und dies geschieht in einer Weise, die ganz auffallend an die Reizerscheinungen der Organismen erinnert. Unter den zahlreichen bekannten Beispielen will ich nur eines hervorheben, weil ich selbst Gelegenheit hatte, es näher kennen zu lernen; zuerst wurde es jedoch in GMELIN's »Handbuch der Chemie« Bd. I. 1843 pag. 95 beschrieben: »Gewöhnlich krystallisirt das salpetersaure Kali in Säulen der Arragonitform. Lässt man jedoch einen Tropfen des in Wasser gelösten salpetersauren Kalis auf einer Glasplatte verdunsten und beobachtet die sich bildenden Krystalle unter dem Mikroskop, so bemerkt man, wie sich neben Krystallen der Arragonitform am Rande des Tropfens auch viele stumpfe Rhomboëder der Kalkspathform bilden. So wie sich die zweierlei Krystalle bei dem Weiterwachsen nähern, runden sich die Rhomboëder ab und lösen sich auf, weil sie leichter löslich sind, während die Prismen der Arragonitform weiter wachsen. Kommen die zweierlei Krystalle in unmittelbare Berührung, so werden die rhomboëdrischen augenblicklich trüb, erhalten eine unebene Oberfläche und bald wachsen aus vielen Punkten ihres Randes Säulen hervor. Auch bei Berührung mit anderen festen Körpern werden die Rhomboëder, wenn sie noch feucht sind, umgewandelt. Trocknet bei sehr flachen Tropfen die Flüssigkeit um die Rhomboëder herum aus, bevor diese zerstört sind, so erhalten sie sich jetzt wochenlang, ohne zu verwittern, halten gelinden Druck mit fremden Körpern ohne Veränderung aus, werden aber bei stärkerem Druck oder Ritzen damit, sowie bei der bloßen Berührung mit einem prismatischen Salpeterkrystall (in die prismatische Form) umgewandelt, wobei sich vom Berührungspunkt aus ein zarter Schleier über sie verbreitet und sie sich jetzt wie ein Haufen feinen Staubes gegen feste Körper verhalten; doch bleiben sie dabei durchsichtig«. — Ich selbst beobachtete bei einer Gruppe sich berührender Rhomboëder des Kalisalpeters in einem Tropfen unter dem Mikroskop, als ein säulenförmiger Krystall desselben an diese hingeschoben wurde und derselbe eines der Rhomboëder berührte, dass nicht nur dieser sofort trübe wurde, sondern auch fortschreitend die einander berührenden Rhomboëder sich trübten. Diese Trübung aber bedeutet das Zerfallen eines Rhomboëders in unzählige kleine Säulen der Arragonitform. Das Merkwürdigste dabei ist, dass eben nur die Berührung mit arragonitförmigen Salpeterkrystallen im Stande ist, diese Veränderung an rhomboëdrischen Salpeterkrystallen hervorzurufen, denn die quadratischen Tafeln von Blutlaugensalz und die triklinen Säulen von chromsaurem Kali können die rhomboëdrischen Salpeterkrystalle in gemeinsamer Mutterlauge wachsend berühren, ohne dass irgend eine Veränderung eintritt.

Eines haben diese Vorgänge mit den Reizerscheinungen der Organismen gemein: dass nämlich eine ganz specifische und dabei mechanisch

unbedeutende äußere Einwirkung einen Effekt hervorruft, der jener wede quantitativ noch qualitativ entspricht. Ähnliches findet sich aber auch i manchen anderen Fällen. So sagt GMELIN l. c.: »das Jodquecksilber (HgJ krystallisirt bei gewöhnlicher Temperatur in rothen quadratischen, dagege bei Sublimation aus hoher Temperatur in rhombischen Tafeln gelb. Di rothen werden bei jedesmaligem Erwärmen gelb, bei Erkalten wieder rotl Die durch Sublimation erhaltenen gelben Krystalle bleiben beim Erkalte unverändert, aber bei Reibung oder Berührung färbt sich der berührt Punkt roth und diese Färbung pflanzt sich unter einer Bewegung, wie wen die Masse belebt wäre, durch den ganzen Krystallhaufen fort. Es bleib hierbei die äußere Form der gelben Krystalle erhalten, während die Mole küle die Lage des anderen Krystallsystemes annehmen. Dieselben werde bei jedesmaligem Erwärmen gelb, bei Erkaltung wieder roth«.

Unter zahlreichen anderen Beispielen will ich nur noch das von Rosco und SCHORLEMER erwähnte Verhalten des Schwefels anführen: wird ein heiße Lösung des Schwefels in Alkohol, Terpentinöl oder Schwefelkohlenstoff rasch erkaltet, so scheiden sich zuerst einige monoklinische und dann rhombische Krystalle aus. Die rhombischen entsprechen dem stabilen Gleichgewicht bei gewöhnlicher Temperatur, denn MITSCHERLICH fand, dass monoklinischer Schwefel (der bei hoher Temperatur und rascher Abkühlung entsteht), bei gewöhnlicher Temperatur langsam in rhombischen übergeht, indem der monoklinische Krystall sich in einen Haufen rhombischer Krystalle verwandelt; diese Umwandlung geht schneller vor sich, wenn man die monoklinischen Krystalle schüttelt oder krazt oder sie der Sonne aussetzt und dabei wird ein bestimmtes Quantum Wärme frei.

Ich habe die merkwürdigen Vorgänge in Krystallen zur Erläuterung der Thatsache angeführt, dass dieselbe chemische Substanz im Stande ist, je nach Maßgabe der Umstände ihre Moleküle entweder in einem labilen oder in einem stabilen Gleichgewicht zusammenzulagern und dass durch geeignete äußere Anstöße die labile Anordnung in die stabile übergehen kann. Die Mehrzahl der Reizerscheinungen macht aber den Eindruck, dass es sich auch bei ihnen darum handelt, dass labile Gleichgewichtszustände in stabile durch geringe äußere Einwirkungen übergeführt werden. Ganz besonders deutlich tritt dies hervor in solchen Fällen, wie bei den reizbaren Blättern der Mimosen, wo eine leise Berührung oder sonstige mechanisch unbedeutende Einwirkungen genügen, um den labilen Gleichgewichtszustand des Organs plötzlich in einen neuen Zustand überzuführen, den wir als den stabilen betrachten dürfen, nur freilich mit dem schon erwähnten Unterschied, dass in diesem Fall, wenn die Reizursache aufgehört hat zu wirken, der neue Zustand wieder in den früheren, der stabile in den labilen Zustand zurückkehrt. Es ist aber noch eine andere Reihe von Thatsachen vorhanden, welche diese Auffassung unterstützen. Wie nämlich die labile Krystallform gewisser Salze nur innerhalb enger Grenzen der äuße-

ren Umstände besteht, um bei Überschreitung derselben in den stabilen Zustand überzugehen, so ist auch der reizbare Zustand der Organe nur innerhalb gewisser Grenzen äußerer Einflüsse, bei besonders günstigen Umständen vorhanden; werden diese überschritten, so hört der reizbare d. h. der labile Zustand auf, das Organ verliert seine Reizbarkeit, d. h. es nimmt einen stabilen Gleichgewichtszustand an. Es ist von ganz besonderem Interesse für die Einsicht in die Reizerscheinungen, diese Thatsache etwas genauer ins Auge zu fassen, die ich schon im Jahre 1863 unter dem Titel »Vorübergehende **Starrezustände** periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane« beschrieben habe.

Den ausführlichen Nachweisungen in meiner genannten Arbeit entnehme ich hier beispielsweise folgende Angaben:

1) Vorübergehende Kältestarre tritt in den Bewegungsorganen der Mimosa pudica unter sonst günstigen Einflüssen schon ein, wenn die Temperatur der umgebenden Luft einige oder mehrere Stunden unter 15° C. verweilt; je tiefer die Temperatur unter 15° C. sinkt, desto rascher tritt die Starre ein; zuerst verschwindet die Reizbarkeit für Berührung und Erschütterung, später die für Lichteinwirkung, endlich auch die spontane periodische Bewegung. Bei Lufttemperatur unter 22° C. sind nach KABSCH die Seitenblättchen von Hedysarum gyrans unbeweglich.

2) Vorübergehende Wärmestarre tritt bei Mimosa in feuchter Luft von 40° C. binnen 1 Stunde, in Luft von 45° C. binnen $^1/_2$ Stunde, in Luft von 49—50° C. binnen wenigen Minuten ein; die Reizbarkeit kehrt nach einigen Stunden in Luft von günstiger Temperatur wieder. In Wasser tritt die Kältestarre der Mimose schon bei höherer Temperatur, nämlich binnen $^1/_4$ Stunde bei 16—17° C., die Wärmestarre schon bei niederer als in Luft, nämlich schon bei 36—40° C. in $^1/_4$ Stunde ein. Während der Wärmestarre in Luft wie unter Wasser sind die Blättchen geschlossen (wie nach Reiz), die Stiele aber steil aufwärts gerichtet (während sie in der gereizten Stellung abwärts zeigen).

3) Vorübergehende Dunkelstarre. Stellt man Pflanzen mit periodisch beweglichen und für Licht oder Erschütterung reizbaren Laubblättern wie Mimosa, Acacia, Trifolium, Phaseolus, Oxalis, in einen dunklen Raum, so treten die spontan periodischen Bewegungen frei von den durch den Lichtreiz bewirkten Stellungsveränderungen nur desto deutlicher hervor und auch die Reizbarkeit für Berührung bleibt anfangs ungestört. Allein dieser bewegliche Zustand verschwindet vollständig, wenn die Finsterniss einen oder mehrere Tage lang dauert; es tritt die Dunkelstarre ein. Stellt man nun eine dunkelstarr gewordene Pflanze wieder in das Licht, so tritt nach mehrstündiger oder je nach Umständen auch erst nach tagelanger Einwirkung des Lichts der bewegliche Zustand wieder ein.

Zur Einführung der Dunkelstarre ist jedoch keineswegs eine sehr tiefe Finsterniss erforderlich; sie tritt vielmehr auch ein, wenn eine sehr licht-

bedürftige Pflanze, wie die Mimose, einige Tage der mangelhaften Beleuchtung ausgesetzt bleibt, wie sie im Innern eines gewöhnlichen Wohnzimmers entfernt von den Fenstern herrscht.

Im Gegensatz zur Dunkelstarre habe ich den durch den Wechsel von Tag und Nacht bewirkten normalen Zustand der Beweglichkeit als Phototonus bezeichnet. Nach dem Gesagten befindet sich also eine derartige Pflanze, wenn sie ins Finstere gestellt worden ist, noch während einiger Zeit (mehrere Stunden, selbst einige Tage lang) im Phototonus, der dann erst nach und nach verschwindet; ebenso ist die Pflanze unter normalen Lebensverhältnissen auch Nachts im Phototonus; dagegen behält eine dunkelstarr gewordene Pflanze, nachdem sie ins Licht gestellt worden ist, ihre Dunkelstarre noch einige Zeit (Stunden, selbst Tage lang) bei. Beide Zustände der Pflanze gehen daher nur langsam in einander über.

Auch bei dem Eintritt der Dunkelstarre verschwindet bei Mimosa zuerst die Reizbarkeit für Erschütterung, dann die periodische spontane Bewegung. Ebenso gewinnt eine ganz dunkelstarr gewordene Mimosa am Licht zuerst wieder ihre periodische Bewegung, dann die Reizbarkeit.

Die Stellung der verschiedenen Theile der Mimosenblätter bei der Dunkelstarre ist eine andere als die durch Verdunklung an phototonischen Pflanzen bewirkte, aber auch eine andere als die bei der Wärmestarre; bei der dunkelstarren Mimose sind die Blätter ganz geöffnet, die secundären Blattstiele abwärts, die primären Stiele fast horizontal gerichtet.

Veränderungen der Lichtintensität wirken nur bei der gesunden, im Phototonus befindlichen Pflanze als Bewegungsreize; dunkelstarr gewordene Blätter reagiren nicht auf Schwankungen der Lichtintensität, bis sie durch länger fortgesetzte Beleuchtung den Phototonus wieder gewonnen haben, wo sie dann durch Änderungen der Lichtintensität zu Bewegungen gereizt werden. Davon überzeugte ich mich u. a. bei Acacia lophantha; eine solche war fünf Tage im Finstern gelassen worden, wo sie seit 48 Stunden ihre spontanen periodischen Bewegungen bis auf geringe Spuren eingestellt hatte. Sie wurde dann an ein Fenster gestellt, wo sie bei trübem Himmel binnen zwei Stunden ihre Blättchen stark abwärts stellte, dann traten auch geringe Stellungsveränderungen an den secundären Stielen ein; in diesem Zustand aber war die Pflanze dennoch dunkelstarr; denn als sie um 12 Uhr Mittags mit einer anderen im Phototonus befindlichen Pflanze derselben Art ins Finstere gestellt wurde, veränderte sie ihre Blattstellung nicht, ihre Blättchen blieben offen, während die andere binnen einer Stunde die tiefste Nachtstellung annahm und ihre Blättchen schloss. Alsdann wurden beide an das Fenster gestellt, wo die dunkelstarre Pflanze ihre Blätter in einer Stunde bei trübem Himmel öffnete. Am Abend dieses Tages blieben die unteren 6 Blätter noch starr und offen, die oberen 8—9 Blätter schlossen sich aber; am nächsten Morgen jedoch breiteten sich alle Blätter wieder zur normalen Tagesstellung aus.

Ähnlich, wenn auch in Nebendingen abweichend verhielt sich Trifolium incarnatum.

Es ist zu beachten, dass bei den von mir beobachteten Pflanzen die durch Dunkelstarre herbeigeführten Stellungen der Blätter viel mehr Ähnlichkeit mit der Tagesstellung als mit der Nachtstellung phototonischer Pflanzen haben.

4) Vorübergehende Trockenstarre beobachtete ich nur bei Mimosa pudica; lässt man die Erde in den Töpfen, worin sie erwachsen sind, längere Zeit unbegossen, so nimmt mit zunehmender Trockenheit derselben die Reizbarkeit der Bewegungsorgane sichtlich ab, dann tritt eine fast vollständige Starre ein, wobei die Hauptstiele horizontal stehen, die Blättchen ausgebreitet sind. Dabei sind die für Reize unempfindlich gewordenen Blätter nicht welk und nicht schlaff; das Begießen der Erde aber bewirkt binnen 2—3 Stunden die Wiederkehr der Reizbarkeit.

5) Vorübergehende Starrezustände durch chemische Einflüsse. In diese Kategorie rechne ich vor Allem den von Dutrochet als Asphyxie bezeichneten Zustand, der bei Mimosen eintritt, wenn sie im Vacuum der Luftpumpe verweilen. Während der Evacuation falten sich die Blätter, wohl in Folge der Erschütterung, zusammen; dann aber breiten sich die Blättchen aus, die Stiele richten sich auf und indem die Blätter eine ähnliche Stellung wie bei der Dunkelstarre annehmen, bleiben sie nun starr, sie sind weder periodisch beweglich, noch für Erschütterung reizbar. An die Luft gebracht wird die Pflanze wieder beweglich. Es ist kaum zweifelhaft, dass das Vacuum wesentlich durch Entziehung des atmosphärischen Sauerstoffs, also durch Aufhebung der Athmung, den Starrezustand bewirkt.

Kabsch bestätigte diese Angaben und zeigte, dass auch die Staubfäden von Berberis, Mahonia und Helianthemum im Vacuum ihre Reizbarkeit verlieren, um sie an der Luft wieder zu gewinnen.

Auf eine bloße Aufhebung der Athmung ist es wohl zurückzuführen, wenn nach Kabsch die Reizbarkeit der genannten Staubfäden auch im Stickgase und Wasserstoffgas verschwindet und dann bei Luftzutritt wiederkehrt. Dagegen wird man es als eine positiv schädliche, chemische Einwirkung, als Vergiftung betrachten können, wenn nach demselben Beobachter die Reizbarkeit der Staubfäden von Berberis in reiner Kohlensäure oder in Luft, welche mehr als 40 % davon enthält, verschwindet. Blieben sie 3—4 Stunden in Kohlensäure, so kehrte dann in Luft die Reizbarkeit erst in einigen Stunden wieder. Kohlenoxydgas zu 20—25 % mit Luft gemischt, »vernichtete« die Reizbarkeit, während Stickoxydulgas sich indifferent verhielt. In Stickoxydulgas dagegen beugen sich die Staubfäden nach 1½—2 Minuten zum Stempel und verlieren ihre Reizbarkeit. Ammoniakgas scheint nach einigen Minuten einen vorübergehenden Starrezustand zu bewirken.

Auch in reinem Sauerstoffgas tritt nach Kabsch nach ½—1 Stunde ein

Starrezustand ein, von dem sich die Staubfäden dann an der Luft wieder erholen.

Dämpfe von Chloroform und Äther heben die Reizbarkeit der Bewegungsorgane (auch für Lichtschwankungen?) auf, ohne das Leben zu vernichten, wenn die Einwirkung nicht zu lange dauert. Wenn man ganze Pflanzen oder abgeschnittene Zweige von Mimosen in eine sehr stark mit jenen Dämpfen erfüllte Atmosphäre bringt, so kann die Reizbarkeit schon in wenigen Minuten verschwinden. Waren die Organe vorher gereizt, so erheben sie sich jetzt dennoch (ohne reizbar zu sein), indem sie zugleich steifer werden. Die Wirkung der Äther- und Chloroformdämpfe ist eine rein lokale, nur die ihnen unmittelbar ausgesetzten Organe verlieren ihre Reizbarkeit.

6) Durch oft und in kurzen Zwischenräumen wiederholte Reizung (Erschütterung) werden Mimosenpolster in einen Zustand versetzt, in welchem sie für Reize unempfindlich sind, obgleich sie sich während der fortgesetzten Reizung erheben und eine Ruhelage annehmen, wie wenn sie nach dem ersten Stoß sich selbst überlassen werden. Erst 5—15 Minuten nach dem Aufhören der Stöße beginnt die Reizbarkeit für neue Stöße (Senkung durch solche) sich wieder einzustellen.

7) Vorübergehende Starre durch elektrische Einwirkung fand Kabsch bei dem Gynostemium von Stylidium; ein schwacher Strom wirkte wie Erschütterung reizend; ein stärkerer brachte Verlust der Reizbarkeit hervor, die sich aber nach $^1/_2$ Stunde wieder einfand. — Bei Hedysarum gyrans wurden dagegen die durch Kältestarre (bei 22° C.) unbeweglichen Blättchen durch Einwirkung von Induktionsströmen in Bewegung versetzt.

Besondere Aufmerksamkeit und selbst Verwunderung haben von jeher noch zwei andere die Reizwirkungen betreffende Wahrnehmungen veranlasst: die Reizfortpflanzung und die Nachwirkung. Eine sorgfältigere Betrachtung, besonders gestützt auf die im Eingang dieser Vorlesung charakterisirten Anschauungen ergiebt jedoch, dass sowohl Reizfortpflanzung wie Nachwirkung keineswegs zufällige Eigenthümlichkeiten sein können, dass beide vielmehr ganz nothwendige Merkmale aller Reizerscheinungen sein müssen.

Die **Reizfortpflanzung**, zunächst als bloße Thatsache betrachtet, ist besonders leicht bei den Mimosen und den Ranken zu beobachten. Reizt man z. B. an einem mit fünf oder sechs Blättern besetzten Mimosenspross etwa vermittelst des heißen Focus einer Brennlinse irgend eines der kleinen Theilblättchen eines Blattes, so schlagen sich nach und nach alle übrigen Theilblättchen desselben Blattes zusammen, nach einiger Zeit krümmt sich auch das große Bewegungsorgan an der Basis des Hauptblattstieles und wieder nach einigen Stunden geht die Reizwirkung auf das nächstbenachbarte Blatt, dann auf ein folgendes über u. s. f., bis endlich alle Blätter des

Sprosses die Reizbewegung gemacht haben, was freilich nur dann geschieht, wenn sich eine Mimose im Zustande höchster Reizbarkeit befindet. — Bei langen Ranken macht sich die Fortpflanzung des Reizes in der Art geltend, dass zunächst an dem unmittelbar von einem festen Körper berührten Punkt der Ranke eine Krümmung derselben erfolgt; von diesem Punkt aus jedoch schreitet die krümmende Wirkung sowohl nach oben wie nach unten an der Ranke fort: diese bildet zunächst im Laufe einiger Minuten oder Stunden eine weite Schlinge, die sich mehr und mehr verengt und an die dünne Stütze anlegt; dann folgt das freie Ende der Ranke, welches sich um die Stütze fest herumwindet und endlich nach mehreren Stunden macht sich die Reizwirkung auch in demjenigen Theil der Ranke geltend, der zwischen der umklammerten Stütze und dem Basalstück der Ranke liegt; dieser Theil rollt sich in Form eines Korkziehers zusammen.

Diese Beispiele zeigen mit besonderer Deutlichkeit sowohl die räumliche Fortpflanzung als die zeitliche Nachwirkung einer Reizursache; um noch ein Beispiel, welches speciell die Nachwirkung betrifft, zu nennen, möchte ich auf die heliotropischen und geotropischen Krümmungen vorläufig hinweisen. Beleuchtet man z. B. eine in kräftigem Längenwachsthum begriffene aufrechte Sprossaxe (z. B. Keimstengel von Buchweizen, Kapuzinerkresse, Senf, den Blüthenschaft der Kaiserkrone u. a.) von einer Seite her und zwar nur etwa eine bis zwei Stunden lang, wobei zunächst noch keine sehr merkliche Krümmung derselben eintritt, und lässt man dann die Pflanze in tiefer allseitiger Finsterniss verweilen, so schreitet die bereits eingeleitete Krümmung nach der früheren Lichtquelle hin noch stundenlang fort und kann dabei eine sehr beträchtliche werden. Ganz ähnlich ist es bei den geotropischen Wirkungen: hat man einen aufrecht wachsenden Stengel, z. B. von Dypsacus, etwa ein bis zwei Stunden lang in horizontaler Lage verweilen lassen, so ist die etwa entstandene Krümmung auch hier eine kaum merkliche. Richtet man nun den Spross auf, bringt man ihn somit in eine Lage, wo die Reizwirkung der Schwerkraft aufhört, so geht dennoch die vorhin bei der horizontalen Lage eingeleitete Reizwirkung weiter: der Stengel krümmt sich mehr und mehr, stundenlang, wobei die Concavität auf derjenigen Seite, welche vorher bei der horizontalen Lage nach oben gekehrt war, immer kräftiger wird. Und es ließe sich wohl für jede einzelne Reizerscheinung nicht nur eine räumliche Fortpflanzung, sondern auch eine zeitliche Nachwirkung des Reizes, wenn auch nicht immer so deutlich wie in jenen Fällen, anführen.

Was nun die allgemeine Erklärbarkeit dieser Erscheinungen betrifft, so kann betreffs der zeitlichen N a c h w i r k u n g zunächst ganz allgemein gesagt werden, dass überhaupt jede Wirkung in der Natur eine gewisse Zeit beansprucht, die Zeit selber ist ja weiter nichts als der Verlauf der Naturerscheinungen. Wenn in 1000 Meter Entfernung eine Kanone abgeschossen wird, so sieht man den Lichtblitz fast gleichzeitig, weil die Lichtbewegung

außerordentlich rasch fortschreitet, den Schall nimmt man aber erst nach einigen Sekunden wahr, weil die Schallwellen viel langsamer fortschreiten: der Zeitraum, der zwischen Ursache und Wirkung liegt, hängt von den Eigenschaften des Mediums ab, in welchem die Wirkung fortschreitet. So ist es nun auch bei den Reizwirkungen; es hängt von der reizbaren Struktur eines Organes ab, ob es auf den äußeren Reiz oder Anstoß plötzlich, d. h. in sehr kurzer Zeit in Bewegung geräth, oder ob der gegebene Anstoß eine längere Zeit zu seiner Wirkung beansprucht: ist ein Mimosenblatt in sehr hohem Grade reizbar, so wirkt eine Erschütterung fast momentan und ebenso ist es bei der Reizung eines Dionaeablattes; sind diese Organe schwächlich, d. h. wenig reizbar, so ist die durch den Anstoß verursachte Bewegung langsam oder wie wir auch sagen könnten: je labiler das Gleichgewicht in der Molekularstruktur reizbarer Organe ist, desto rascher wird irgend ein als Reiz wirkender Anstoß das Organ in Bewegung setzen; doch kann es auch von Nebenumständen abhängen, wieviel Zeit zwischen der äußeren Einwirkung und der schließlich sichtbaren Reizerscheinung vergeht; je complicirter die in einander greifenden Ursachen und Wirkungen sind, welche schließlich die sichtbare Reizbewegung hervorbringen, desto längere Zeit wird dabei auch gebraucht. Da nun überhaupt Reizwirkungen gewöhnlich auf sehr complicirten Causalverkettungen beruhen, so treten sie gewöhnlich auch langsam ein und ganz besonders gilt dies von den allermeisten Reizwirkungen an den Pflanzen; gerade diese Langsamkeit war die Ursache, warum die ganz allgemeine Thatsache der vegetabilischen Reizbarkeit so lange übersehen und später unterschätzt werden konnte.

Wenn die Reizwirkungen an Pflanzen, welche durch Berührung, Erschütterung, Licht- und Temperaturwechsel u. s. w. hervorgerufen werden, mit derselben Geschwindigkeit einträten, wie die entsprechenden Reizwirkungen an Thieren, so würden die Pflanzen nicht weniger reizbar erscheinen als diese und wenn wir uns die immerfort stattfindenden Reizwirkungen an Pflanzen hundert Mal so schnell denken als sie thatsächlich verlaufen, so würden uns Gärten, Felder und Wiesen in einer ganz fremden und unheimlichen Beweglichkeit erscheinen.

Die Geschwindigkeit, womit Reizursachen ihre entsprechenden Wirkungen hervorrufen, ist bei den Thieren im Allgemeinen viel größer: zwischen der Öffnung des geschlossenen Auges und der Lichtwahrnehmung scheint kaum irgend eine Zeit zu verfließen und ebenso scheint eine plötzliche Verwundung des Fingers momentan ihre Reflexbewegung hervorzurufen. Allein kein Physiologe zweifelt, dass in beiden Fällen eine kleine Zeit verfließt und verglichen mit den ungeheuren Geschwindigkeiten, womit auf rein physikalischem und chemischem Gebiet Wirkung und Ursache auf einander zu folgen pflegt, sind selbst unsere Sinneswahrnehmungen nur sehr langsame Vorgänge.

Was nun die räumliche Fortpflanzung der Reize an Pflanzen betrifft, so

könnten wir auch hier auf ganz ähnliche Verhältnisse bei rein physikalischen Vorgängen hinweisen. Kaum jemals beschränkt sich eine physikalische Einwirkung genau auf den Ort, an welchem die wirkende Ursache eingreift, was einfach daraus zu erklären ist, dass die materiellen Theile des Körpers, an welchem die Wirkung stattfindet, unter sich durch Kräfte zusammengehalten und geordnet sind: stößt man an einen Punkt einer gespannten Saite, so schwingt die ganze Saite, entzündet man das eine Ende eines langen Streifens von Schießpulver, so explodirt fortschreitend der ganze Streifen u. s. w. Ähnlich haben wir uns aber auch die Reizfortpflanzung in einem Organ zu denken: wird z. B. eine einzelne Stelle einer reizbaren Ranke durch Berührung mit einem festen Körper gereizt, so heißt das, es wird an dieser Stelle das labile Gleichgewicht in der Molekularstruktur des Organs gestört; allein auch die benachbarten Theile hängen mit den unmittelbar gestörten zusammen, sie stehen mit diesen in einem gewissen Gleichgewicht, wird dieses an einem Punkte gestört, so pflanzt sich die Störung auch auf die benachbarten Punkte hin fort und die fortgepflanzte Störung wirkt immer wieder auf benachbarte Punkte ein, so dass endlich lange Strecken des Organs weit entfernt vom ursprünglich gereizten Punkte in Bewegung gerathen und gerade in diesen Dingen tritt die früher erwähnte Disproportionalität zwischen Reizursache und Reizwirkung besonders deutlich hervor. Aber auch in dieser Beziehung sind die animalischen Reizwirkungen den vegetabilischen meist überlegen: an Ranken, reizbaren Mimosen und in zahlreichen anderen Fällen schreitet die Reizfortpflanzung nur außerordentlich langsam fort, es vergehen mehrere Sekunden, Minuten, ja selbst Stunden, bis die lokale Reizung einen Weg von 10 bis 20 oder 30 Ctm. zurückgelegt hat; viel rascher findet dies bei den Thieren statt, wo eben besondere Organe zur raschen Fortpflanzung der Reizwirkungen vorhanden sind, die Nerven nämlich, die den Pflanzen fehlen; aber selbst in den Nerven des Menschen schreitet die Reizwirkung nur circa 30 Meter in der Sekunde fort, was eine äußerst langsame Bewegung genannt werden muss, verglichen mit der unbegreiflichen Geschwindigkeit eines elektrischen Stromes, des Lichtstrahles oder auch nur verglichen mit der Geschwindigkeit des Schalles in der Luft.

Als eine eigenartige Kategorie von Reizerscheinungen können wir, wie schon erwähnt, die zahlreichen **periodischen** Bewegungen des Pflanzenreiches betrachten: bei ganz constanten äußeren Bedingungen, bei constanter Temperatur, constanter Beleuchtung oder Finsterniss, bei constanter Feuchtigkeit, bei Abwesenheit jeder Erschütterung u. s. w. können periodisch bewegliche Organe, die sich besonders zahlreich unter den Blättern vorfinden, in der Art Bewegungen machen, dass sie sich bald nach der einen, bald nach der anderen Seite hin krümmen, entweder mit beträchtlicher Geschwindigkeit oder sehr langsam; so finden wir beständige Hin- und Herschwingungen an den kleinen Seitenblättern des zusammengesetzten

Blattes von Hedysarum gyrans (einer mit unserer Esparette verwandte indischen Papilionacee) bei hoher aber constanter Temperatur und Beleuchtung; ebenso sind die Blätter der Mimose, des Sauerklees und Wiesenklee der Akazien und anderer Pflanzen bei constanter Finsterniss in beständige Bewegung begriffen, d. h. ihre Bewegungsorgane krümmen sich langsam bald auf-, bald abwärts.

Das Überraschendste gerade für den naturwissenschaftlich geschulte Beobachter liegt in solchen Fällen darin, dass hier Wirkungen stattfinden für welche anscheinend gar keine Ursachen vorhanden sind. Wenn eine Bewegung durch einen noch so leisen mechanischen Anstoß, durch eine bloße Veränderung der Lichtintensität oder der Temperatur u. s. w. veranlasst wird, so entspricht dies ohne Weiteres unserem Causalitätsbedürfniss; bei den genannten Vorgängen aber ist das eben nicht der Fall und gerade dies muss uns veranlassen, nach irgend welchen Ursachen oder Anstößen zu suchen, durch welche die genannten Bewegungen hervorgerufen werden können. Doch sind wir bis jetzt auf bloße Vermuthungen in dieser Beziehung angewiesen: wir können uns zur Noth vorstellen, dass durch die in lebenden Pflanzentheilen continuirlich verlaufenden chemischen Processe Veränderungen im Zustand des Protoplasmas und durch dieses wieder Veränderungen in der Turgescenz der Zellen hervorgerufen werden und wenn die letzteren bald auf der einen, bald auf der anderen Seite stärker sind, so müssen die betreffenden Organtheile sich abwechselnd hin- und herkrümmen. Das ist nun freilich eben nur eine Vermuthung, weil wir eine Ursache suchen, welche jene Erscheinungen erklärlich macht. Wir sind ja früher schon der Thatsache begegnet, dass auch die Wasserausflüsse an entgipfelten Wurzelstöcken einen periodisch wechselnden Verlauf zeigen. der anscheinend von äußeren Anstößen unabhängig ist und ebenso fanden wir eine Periodicität im Längenwachsthum; was aber die größte Ähnlichkeit mit den genannten periodischen Bewegungen haben dürfte, das sind die periodisch wechselnden Nutationskrümmungen wachsender Stengel, Ranken u. s. w., für welche es ebenfalls an äußeren Anstößen fehlt oder doch zu fehlen scheint. Wir befinden uns hier also auf einem noch sehr dunklen Gebiet der Wissenschaft und in solchen Fällen ist es oft schon ein Gewinn, die allergröbsten Irrthümer vermeiden zu können: ein solcher würde aber entschieden in der Annahme liegen, als ob periodische Erscheinungen nothwendig durch periodisch wechselnde Ursachen hervorgerufen werden müssten — ein Irrthum, der, wie es fast scheint, die ganze Literatur dieses Gebietes beherrscht, obgleich es durchaus nicht an zahlreichen Beispielen fehlt, die uns auf mechanisch-physikalischem Gebiete zeigen, dass periodische Bewegungen aus constanten, nicht periodisch wechselnden Ursachen entspringen. Das periodische Auf- und Abschwanken der Halme eines Getreidefeldes entsteht unter dem Druck eines constanten Windstromes aus der constanten Elasticität der Halme und erzeugt so die

nziehende Erscheinung der Wellenbewegung eines Getreidefeldes. Ebenso st die periodisch wechselnde Wirkung eines hydraulischen Widders durch len constanten Wasserzufluss bei sonst constanten Umständen der Maschine elbst bewirkt, ja sogar der periodische Wechsel von Tag und Nacht, von Vinter und Sommer entsteht aus der constanten Drehung der Erde und hrem constanten Umlauf um die Sonne.

Es würde uns in sehr weitschweifige und schwierige Begriffsentwickungen hineinführen, wenn ich es versuchen wollte, klar zu legen, wie gerade aus constant wirkenden Ursachen periodisch wechselnde Erscheinungen hervorgehen müssen; hier genügt es, die Thatsache als solche geltend u machen, weil sie uns vor dem Irrthum schützt, als ob wir genöthigt wären, die periodischen Bewegungen zahlreicher Pflanzenorgane auf einen periodischen Wechsel ihrer Ursachen zurückzuführen. Es giebt dagegen uch viele andere, ebenfalls periodisch verlaufende Veränderungen im Pflanzenreich, die mit Leichtigkeit auf bestimmte periodisch wechselnde Ursachen zurückgeführt werden können, wie die sogenannten Schlafbewegungen der Blätter, das periodische Öffnen und Schließen vieler Blüthen; bei den hier betrachteten Erscheinungen ist das eben nicht der Fall.

Trotzdem sind wir immerhin berechtigt, die sogenannten spontanen oder unabhängigen periodischen Bewegungen als Erscheinungen der Reizbarkeit zu betrachten, wie auch die menschliche Physiologie die periodischen Pulsationen des Herzens in die Reihe der thierischen Reizerscheinungen aufnimmt. Während es in anderen Fällen die nächste Aufgabe der Forschung ist, aus einem bekannten, äußeren Anstoß den Verlauf der Reizerscheinung zu verstehen, ist es in unserem Fall dagegen die nächste Aufgabe, nach dem Anstoß zu suchen, weil wir auf Grund des Causalprincipes voraussetzen, dass ein solcher wirklich existiren muss. Die vorausgehenden Betrachtungen werden aber wenigstens soviel klar gelegt haben, dass der constante Verlauf der molekularen und atomistischen Processe, welche das Leben überhaupt darstellen, zu periodischen Veränderungen im Innern der Zellen Anlass geben kann und eben diese letzteren können wir wiederum als Reizursachen betrachten, aus denen die sichtbaren periodischen Bewegungen als Reizwirkungen entspringen.

Wiederholt fand ich Anlass, auf gewisse Ähnlichkeiten der Reizerscheinungen im Pflanzenreich mit denen des thierischen Körpers hinzuweisen, womit ich ein Gebiet der Naturforschung berührte, was bisher noch viel zu wenig kultivirt worden ist. In letzter Instanz, könnte ich sagen, muss ja in allen wesentlichen Punkten, zu denen auch die Reizerscheinungen gehören, das thierische und pflanzliche Leben nothwendig übereinstimmen, da es feststeht, dass der thierische Organismus sich ganz und gar aus den von Pflanzen erzeugten organischen Substanzen aufbaut und schließlich sind es eben doch diese letzteren, aus deren Eigenschaften alle Lebensbewegungen sowohl der Pflanzen wie der Thiere zu erklären sind; wenn nicht

nur ein Thier, sondern selbst der Mensch im Stande ist, sich von Samei körnern und Knollen der Pflanzen zu ernähren und die durch diese Ernäl rung erzeugte Köpersubstanz des Menschen im Stande ist, alle Sinne wahrnehmungen, alle periodischen Bewegungen des Herzens und schliel lich auch die Funktionen des gesammten Nervensystems, zumal des G hirns auszuführen, so müssen wir das auf die Eigenschaften derjenige Stoffe zurückführen, welche von den Pflanzen aus Mineralstoffen, Wass und Kohlensäure unter dem Einfluss des Sonnenlichts entstanden sind.

Doch kehren wir von diesen allgemeinen Betrachtungen zu bestimmte Vergleichungen zwischen Thier und Pflanze zurück, so, möchte ich speciel auf diejenige, so überaus merkwürdige Erscheinung im Thierleben hinweisen, die ihr großer Entdecker JOHANNES MÜLLER mit dem Namen der specifischen Energien der Sinnesnerven belegt hat. Bekanntlich versteht man darunter die Thatsache, dass z. B. der Sehnerv auf jede beliebige Erregung hin nur mit Lichtempfindung antwortet; zwar wird diese für gewöhnlich durch die Schwingungen des Lichtäthers hervorgerufen, aber auch elektrische Ströme, bloßer Stoß und krankhafte Zustände veranlassen den Sehnerven zu Lichtempfindungen. Ebenso wird der Hörnerv nicht bloß durch Schallschwingungen, sondern durch jede ihn afficirende Veränderung zu Tonwahrnehmungen veranlasst, und ähnlich bei den übrigen Sinnesorganen.

Ich habe nun schon vor einigen Jahren darauf hingewiesen, dass auch die Pflanzenorgane mit ähnlichen specifischen Energien ausgerüstet sind: reizbare Pflanzenorgane sind zwar wie die Sinnesorgane der Thiere vorwiegend für eine bestimmte Kategorie von Reizursachen empfänglich, können aber sehr häufig auch durch andere Reizmittel afficirt werden und in diesem Fall ist die Reizwirkung immer dieselbe. Am deutlichsten tritt dies z. B. bei wachsenden Internodien und Blättern hervor: einseitig beleuchtet krümmen sie sich und aus ihrer normalen Lage gebracht, werden sie durch den Einfluss der Gravitation zu genau eben solchen Krümmungen veranlasst: die einzig mögliche Art, auf irgend einen Reiz zu antworten, ist eben diese Krümmung. Die Thatsache gewinnt aber erst ihre Bedeutung durch den von mir klar gelegten Satz, dass jedes einzelne Pflanzenorgan auf die Einwirkung des Lichts sowohl wie der Schwere in einer ihm specifisch eigenen Art antwortet, worauf die schon früher erwähnte Anisotropie der Pflanzentheile beruht. Nicht minder klar ist die specifische Energie der Ranken: für gewöhnlich erfolgt die Reizbewegung derselben durch eine leise Berührung mit einem festen Körper, aber auch Erschütterung der Ranken, ebenso das Abschneiden oder Brennen ihrer Spitze bewirkt, dass die Oberseite der, Ranke stärker als die Unterseite wachsend, Krümmungen erzeugt, die in den verschiedenen Fällen nur deshalb verschieden sind, weil die äußeren mechanischen Bedingungen auf den Verlauf der Krümmung einwirken. Besonders auffallend aber ist die Gleichartigkeit der Reizwirkung bei ganz verschiedenen Reizursachen an wachsenden Wurzel-

enden: einseitige Lichtwirkung, geotropische Affection, Druck an einem festen Körper, Einwirkung einer benachbarten, feuchten Oberfläche und wie es nach den neuesten Beobachtungen von ELVFING scheint, auch constante elektrische Ströme bewirken ganz dieselben Krümmungen: das Organ hat eben nur diese eine Art, auf Reize mannigfaltigster Art zu antworten. Bei unserer späteren, mehr in die Einzelheiten eintretenden Betrachtung der Reizerscheinungen an Mimosen wird es uns übrigens vergönnt sein, eine tiefere Einsicht in die specifische Energie zu gewinnen, denn dort sind wir im Stande, den Mechanismus der Reizwirkung in der Hauptsache zu verstehen und daher auch zu begreifen, warum ganz verschiedene Reizangriffe dieselbe Wirkung am Organ hervorrufen müssen.

Zum Schluss unserer Betrachtung noch einige Bemerkungen über die Bedeutung der Reizbarkeit für das Leben der Pflanzen überhaupt. In etwas andere Worte gekleidet als es am Anfang dieser Vorlesung geschah, können wir die Reizbarkeit auch definiren als die Art und Weise, wie ein gegebener Organismus oder ein bestimmtes Organ desselben mit der Außenwelt in Verkehr tritt. Auf diesem beständigen Verkehr zwischen Außenwelt und organischer Struktur beruht überhaupt das Leben nicht nur der Pflanze, sondern auch des Thieres, wie schon in der XII. Vorlesung ausführlich dargelegt wurde. Der Organismus selbst ist nur die aus verschiedenen Theilen bestehende Maschine, die durch weitere Eingriffe äußerer Kräfte in Bewegung gesetzt werden muss: von ihrer Struktur hängt es ab, welchen Effekt diese äußeren Kräfte an ihr bewirken; es würde einen sehr niederen Horizont wissenschaftlicher Bildung verrathen, in diesem Vergleich eine Herabsetzung des Organismus sehen zu wollen, denn in einer Maschine, wenn auch nur von Menschenhänden gemacht, liegt das Resultat tiefsten und sorgfältigsten Nachdenkens und hoher Intelligenz, soweit es ihre Struktur betrifft, und wirksam sind in ihr schließlich dieselben Naturkräfte, welche in anderer Combination die Lebenskräfte eines Organs darstellen: die Vergleichung des organischen Lebens mit unorganischen Processen kann nur dann als eine Erniedrigung des ersteren gelten, wenn man so thöricht gewesen ist, die letzteren als etwas Niedriges und Gemeines aufzufassen, während die unbegreifliche Größe und Durchgeistigung der Natur in beiden Fällen sich gleichartig offenbart

Wenn nun, wie erwähnt, die Reizbarkeit im Grunde nichts anderes ist, als der durch die Struktur der Organe vermittelte Verkehr derselben mit der Außenwelt, was ja an und für sich schon auf eine Gleichartigkeit beider hinweist, so folgt daraus auch ohne Weiteres, dass die Reizerscheinungen ebenso in der Pflanzenwelt wie im Thierreich in der Hauptsache als zweckmäßig gelten müssen. Was ich darunter verstehe, wurde schon am Schluss der I. Volesung gesagt: zweckmäßig sind alle diejenigen Einrichtungen am Organismus, welche zu seiner Erhaltung beitragen, seine Bestandsfähigkeit sichern. Es ist damit nicht gesagt, dass jede einzelne

Reizbarkeit nun auch ohne Weiteres absolut entscheidend für das Leb
eines Organismus sei, denn so vollkommen an die äußeren Bedingung
angepasst sind zum Glück die Organismen nicht, wohl aber können v
sagen, dass auf der Gesammtheit, auf dem Zusammenwirken der Reizba
keiten der verschiedenen Organe überhaupt erst die Möglichkeit des Lebe
beruht. Um nur einen einzigen Punkt hervorzuheben, wie sollte eine g
wöhnliche Land-Pflanze leben können, wenn nicht ihre Wurzeln dur
verschiedene Arten der Reizbarkeit, durch Heliotropismus, Geotropism
Empfindlichkeit für Berührung und feuchte Flächen u. s. w. genöthi
würden, in die Erde einzudringen, um dort Nahrungsstoffe zu sammeln un
einen festen Halt zu gewinnen, während die Assimilationssprosse un
Fruchtträger durch Reizbarkeiten anderer Art gezwungen sind, über da
Substrat hinauszuwachsen und die belebende Einwirkung des Lichtes z
empfangen, um zu assimiliren und schließlich zu fruktifiziren.

Mit diesem Beispiel haben wir aber zugleich noch einen Punkt vo
hoher Wichtigkeit berührt: die Thatsache nämlich, dass durch gleich
äußere Einwirkungen Reizbewegungen von genau entgegengesetzter Art
aber sonst gleicher Natur hervorgerufen werden können, so zwar, dass wi
z. B. von einem positiven und negativen Heliotropismus reden dürfen un
auch bei anderen Reizwirkungen macht sich ein ähnlicher Gegensatz be
merkbar. Freilich können die hier in Betracht kommen Thatsachen erst i
den folgenden Vorlesungen klar gelegt werden, aber soviel lässt sich scho
hier vor genauerer Kenntniss derselben sagen, dass wenn die gleich
äußere Ursache genau entgegengesetzte Effekte an einem Organ hervorruf
die Erklärung dafür eben nur in der verschiedenen Struktur der Organ
gesucht werden kann: wenn ein Organ bei einseitiger Beleuchtung sich au
der der Lichtquelle zugekehrten Seite concav, ein anderes dagegen sic
convex krümmt, so kann die Ursache nur in der inneren Struktur des Or
gans liegen. Aber gerade auf derartigen Verschiedenheiten der Struktu
beruht überhaupt die große Mannigfaltigkeit der Reaktionen, welche di
verschiedensten Pflanzenorgane gegenüber gleichen äußeren Einflüsse
geltend machen und im Grunde hängt Alles, was wir die Biologie, di
Lebensweise der Organismen nennen, davon ab, dass verschiedene Organ
gegen gleichartige äußere Einwirkungen verschieden reagiren, verschiede
nicht nur in qualitativer, sondern auch in quantitativer Hinsicht mit fein-
sten Abstufungen in beiden Fällen.

XXXV. Vorlesung.

izbarkeit und Beweglichkeit protoplasmatischer Gebilde.

Die hier näher zu beschreibenden Erscheinungen habe ich schon in der Vorlesung zum Theil, aber nur einige Hauptpunkte berührend, flüchtig rakterisirt, weil es darauf ankam, dem mit dem Wesen der Pflanzen- en noch Unbekannten eine ungefähre Vorstellung von der Natur des toplasmas zu geben. Als Einleitung für unser heutiges Thema wird das Gesagte also zu benutzen sein und kann ich ohne vorläufige Erklä- gen sogleich zur Sache selbst übergehen.

An verwirrender Mannigfaltigkeit der Erscheinungen fehlt es auch hier it und für die Darstellung ist dieselbe um so drückender, als wir noch ieswegs in der Lage sind, die Reizbarkeiten und Bewegungen des Proto- mas auf irgend ein allgemeineres Princip zurückzuführen. Von einem hanischen Verständniss der Vorgänge ist einstweilen noch kaum die e, ja in vielen Fällen hat selbst die bloße sinnliche Auffassung der Vor- ge, die sich meist auf mikroskopischem Gebiet abspielen, auch für ein hultes Auge große Schwierigkeiten. Da ich es nun in diesen Vorlesungen cipiell vermeide, auf schwierige Fragen mit weitläufigen gelehrten Dis- ionen einzugehen und indem ich betreffs dieses Punktes auf die An- kungen am Schluss der Vorlesung verweise, will ich aus der Mannig- keit der Erscheinungen nur eine Reihe von solchen, die wir als ver- edene Typen betrachten können, herausgreifen. So wird es vielleicht hesten gelingen, dem Leser ein einigermaßen klares Bild zu liefern.

Diejenigen Protoplasmagebilde, deren Bewegungen und Reizbarkeit besonderer Klarheit dem Beobachter entgegentreten, sind die früher n gelegentlich erwähnten **Schwärmsporen** zahlreicher Algen und man- Pilze und die ihnen auch sonst verwandten Zoospermien der Moose Gefäßkryptogamen. Die Schwärmsporen sind nackte, sehr scharf be- zte Protoplasmakörper, gewöhnlich von der Form eines Hühnereis: die ere, dickere Hälfte, wenn es sich um chlorophyllhaltige Algen handelt,

grün, die vordere schmälere Partie farblos; doch kommen mancherlei Abweichungen von dieser gewöhnlichen Form vor; auch die Größe ist überaus verschieden, die Schwärmsporen mancher Vaucherien z. B. sind selbst einem unbewaffneten, scharfen Auge bei guter Beleuchtung sichtbar, die kleinsten Formen dagegen nur bei starken Vergrößerungen zu sehen; dazwischen finden sich alle möglichen Abstufungen des Volumens. Nebenbei bemerkt sind viele Schwärmsporen eigentlich Sexualorgane, andere aber nicht, was uns hier jedoch nicht weiter zu kümmern braucht. Manche der hierher gehörigen kleinen Organismen sind während ihrer ganzen Lebensdauer in schwingender Bewegung, bei anderen geht dieser bewegliche Zustand sehr bald vorüber, sie setzen sich mit dem voranschwimmenden Ende, welches sich sodann zur Haftwurzel ausbildet, an irgend einem Körper fest und beginnen zu wachsen. Auch diese Frage interessirt uns hier nicht, wir haben es nur mit der Beweglichkeit und Reizbarkeit zu thun. Dass diese nicht etwa durch den Chlorophyllgehalt bedingt sein können, folgt ohne Weiteres daraus, dass es auch chlorophyllfreie Schwärmsporen von Pilzen giebt und ebenso sind die betreffs ihrer Beweglichkeit und Reizbarkeit ähnlichen aber an Körpergestalt meist ganz verschiedenen Samenfäden oder Zoospermien chlorophyllfrei. Auch schließe ich hier diejenigen den Schwärmsporen sonst nach Entstehung und Funktion ähnlichen Gebilde aus, bei denen die Ortsbewegungen theilweise oder ganz durch Veränderungen der Körperform hervorgerufen werden, wo wir es also mit Kriechbewegungen zu thun hätten, deren typische Form wir nachher ohnehin bei den Plasmodien betrachten werden. Noch bestimmter sind hier auszuschließen die Bewegungen der Oscillatorien, Bakterien und Bacillarien oder Kieselalgen und manches Ähnliche, da wir selbst über die Vorfragen betreffs der Natur ihrer Bewegung noch nicht einmal im Reinen sind.

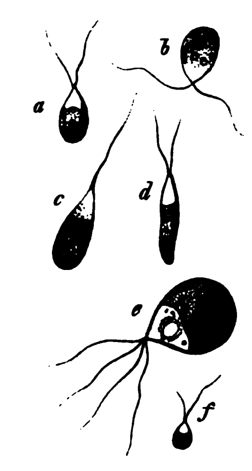


Fig. 356. Schwärmsporen (Zoosporen): *a b* von Acetabularia mediterranea; *c d* von Botrydium granulatum (vergl. Fig. 2 pag. 7); *e f* von Ulothrix gonata. — *a b d f* sind sexuelle Zoosporen oder sogenannte Gameten.

Die eigentlichen Schwärmsporen also und Spermatozoën verändern während der Bewegung ihre Körperform und Größe nicht. Sie verdanken ihre Locomotion besonderen, sehr kleinen Organen, die selbst im besten Fall bei sehr starken Vergrößerungen nur schwer zu sehen sind; es sind die sogenannten Cilien, welche in Form und Bewegungsweise mit einer schwingenden Peitschenschnur verglichen werden können und das ist so ziemlich alles, was man an ihnen wahrnimmt. Gewöhnlich sitzen die Cilien am schmäleren Vorderende einzeln oder meist zu zweien oder vieren, bei

den Oedogonien (pag. 99, Fig. 79) ist ein Kranz von zahlreichen Cilien an der Grenze des hyalinen und grünen Theiles vorhanden. Die großen Schwärmer von Vaucheria (p. 129) sind mit unzähligen, aber sehr kurzen Cilien wie mit einem dichten Sammt bedeckt. Auch manche Spermatozoën, zumal die der Equiseten und Marsilien, besitzen sehr zahlreiche und zudem lange Cilien. Bei manchen kleineren Schwärmern z. B. den Zoospermien der Vaucherien sitzt die eine Cilie an der Seite, die andere am spitzen Vorderende und bei den in fauligen Tümpeln überaus häufigen Euglenen u. a. ist nur eine sehr lange, kräftige Cilie am spitzen Vorderende, bei Chitridium dagegen am Hintertheil, wie ein Ruder, vorhanden. Noch ist als ein besonders interessanter Fall unter den Algen die Abtheilung der Volvocineen hervorzuheben, da bei ihnen ganze Zellenfamilien aus 4, 8, 16, 32

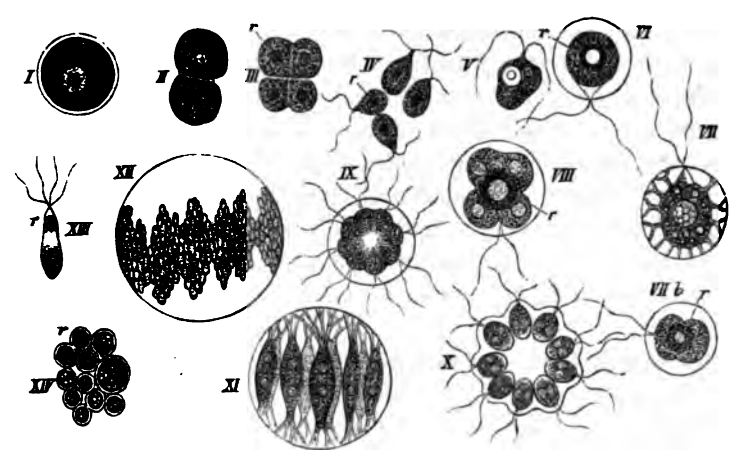


Fig. 357. *Stephanosphaera pluvialis* nach COHN und WICHURA. *I* Ruhende Spore, *II—VII* aus dieser durch Theilung entstandene Schwärmer; *VIII—X* die durch Theilung eines Schwärmers entstandene Familie; *XI* eine solche auf der Höhe ihrer Entwicklung, rotirend. — *XII—XIV* Mikrosporen durch Theilung der Zellen von *XI* entstanden.

oder mehr ganz wie Schwärmsporen gebildeten Individuen bestehend, gemeinschaftliche Bewegungen machen, weil sie durch eine gemeinsame, äußerst wasserreiche, zarte Zellstoffhülle zusammengehalten sind, so zwar, dass die Familie entweder eine viereckige Tafel oder eine Kugel oder ein Ellipsoid darstellt, aus dessen Oberfläche die langen, peitschenförmigen Cilienpaare der einzelnen Individuen ins Wasser hinaustreten.

Schon die mannigfaltige Anordnung dieser kleinen Bewegungsorgane, die doch jederzeit im Wesentlichen dieselbe Bewegungsform hervorrufen, zeigt, dass es sich hier um ein verwickeltes Problem der Mechanik handelt, denn wir wissen von den Bewegungen der Cilien zunächst weiter nichts, als dass sie im Wasser schlängelnde oder schwingende Bewegungen machen, aus denen dann die Bewegung des ganzen Körpers resultirt. Wo zahlreiche Cilien gleichzeitig in dieser Art sich bewegen, ist es selbst fraglich, ob ihre

Schwingungen immer gleichzeitig und gleichartig verlaufen, ja eine solche Annahme scheint nicht einmal nöthig, wenn es sich darum handelt, die gewöhnliche drehende Bewegung der Schwärmer zu bewirken, denn wir wissen aus den Untersuchungen Thurets, dass die verhältnissmäßig großen Eizellen der Fucaceen durch die zappelnden Bewegungen zahlreicher, an ihrem Umfang haftenden Zoospermien in rotirende Bewegung versetzt werden, die offenbar aus den sehr unregelmäßigen Stößen dieser im Verhältniss zur Eizelle selbst äußerst kleinen Körperchen resultirt.

Zu den mechanisch bedeutsamen Punkten gehört die immerhin beträchtliche Größe der Schwärmsporen im Vergleich zu der außerordentlichen Kleinheit der Bewegungsorgane, nämlich der Cilien. Allerdings wird ihre Arbeit dadurch wesentlich erleichtert, dass die Schwärmspore beinahe dasselbe specifische Gewicht besitzt wie das Wasser; es ist aber selbstverständlich, dass sie immer ein wenig schwerer sein muss als dieses, weil ja die specifisch schwerere Eiweißsubstaz des Protoplasmas es nothwendig bedingt. Todte Schwärmsporen fallen daher immer zu Boden. Das Schwimmen an sich, sofern es nur ein Schweben im Wasser bedingt, ist also schon eine Arbeitsleistung der Cilien, vielleicht größer aber als jene ist die Reibung, welche bei der drehenden und fortschreitenden Bewegung an der Oberfläche der Schwärmspore nothwendig stattfinden muss. Den Cilien werden wir nach Allem, was bisher bekannt ist, wohl auch die Reizbarkeit zuschreiben müssen, deren verschiedene Äußerungen wir nachher betrachten wollen.

Die Bewegungsform aller hier betrachteten Objekte besteht darin, dass sie sich zunächst um ihre eigene Längsaxe rotirend drehen, wobei sie für gewöhnlich vorwärts schwimmen; die Bewegung ist also ungefähr die eines Planeten mit seiner Tagesrotation und dem gleichzeitigen Dahinfliegen im Weltraum oder die eines Geschosses, welches aus einem gezogenen Laufe die Luft durcheilt. Naegeli war wohl der erste, der die Bewegungen der Schwärmer nicht nur genau studirte, sondern sie auch vom physikalisch-mechanischen Standpunkt aus beurtheilte. Es dürfte daher dem Leser willkommen sein, gerade seine Äußerungen über die scheinbare und wahre Geschwindigkeit bei der fortschreitenden Bewegung der Schwärmer kennen zu lernen.

»Die Bewegung der Schwärmzellen, sagt Naegeli [1]) wird gewöhnlich als äußerst lebhaft beschrieben, und es ist die Schnelligkeit, womit sie sich herumtummeln, kein geringer Grund, warum man sie als thierisch bezeichnete. Man hat dabei oft vergessen, dass man durch die Brille des Mikroskops sieht und dass die Schwärmzellen in Wirklichkeit viel träger sind, als sie es zu sein scheinen. Wenn wir sie mit einer 300 maligen linearen Vergrößerung betrachten, so erscheint uns nicht bloß die Zelle 300mal größer, sondern auch die Bewegung 300 mal schneller, denn der Raum, der in einer gegebenen Zeit durchlaufen wird, ist ja unter dem Mikroskop auch 300 mal

ıger geworden. Eine Taschenuhr unter das Mikroskop gelegt, zeigt schon i 100maliger Vergrößerung die Spitze des langen Zeigers in ziemlich scher, zitternd-stoßweiser Bewegung, die Spitze des kurzen Zeigers in ßerst langsamem kaum wahrnehmbarem Fortrücken. Die langsamste tige Bewegung des Zelleninhaltes beobachtete ich in Charen bei 1° assertemperatur, die schnellste in dergleichen Pflanze bei einer Wärme s Wassers von 37° Celsius. Die Länge eines Fußes, wenn man die Be- gung auf dieses Maß berechnet, wird dort in 50 Stunden, hier in 1/2 Stunde rchlaufen. Diatomaceen legen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur 1 Fuß 14—21 Stunden zurück; sie gehen also etwa 6mal langsamer als die itze des langen Zeigers einer Taschenuhr. Die Schwärmzellen brauchen eistens etwa eine Stunde, die schnellsten bloß 1/4 Stunde, um den Weg n 1 Fuß zu durchlaufen. Die flinkesten kommen in ihrer Bewegung der itze des langen Zeigers einer Uhr gleich, deren Zifferblatt 1 1/4 Fuß im rchmesser hat, und bleiben weit hinter der trägsten Schnecke zurück[2]. ıne Vergrößerung würde man, auch wenn die Pflänzchen vollkommen utlich wären, ihre Bewegung wegen der Langsamkeit nicht sehen. — e Infusorien schwärmen kaum schneller als die Pflanzenzellen. Statt von r lebhaften, thierischen Bewegung der letzteren, würde man mit größe- m Rechte von der trägen, pflanzenähnlichen Bewegung der erstern rechen.

Ob die Bewegung eines Körpers uns geschwind oder langsam er- heint, hängt aber auch von dem Verhältniss seiner Größe zu dem in ıer bestimmten Zeit durchlaufenen Raume ab. Wenn ein Elephant und ıe Maus in der nämlichen Zeit eine gleiche Wegstrecke machen, so nen- n wir den erstern langsam, die zweite geschwind. Der Mensch legt im hen während 1 Secunde etwas mehr als die Hälfte seiner Länge zurück. e schnellsten Schwärmzellen durchlaufen in der nämlichen Zeit einen um, der 2 1/2 mal so groß als ihr Durchmesser ist; die Diatomaceen nur n 10. Theil ihrer Länge und kurze Oscillatorienfäden bloß den 100. Theil er Länge, lange noch viel weniger«.

Nach Naegeli haben die S c h w ä r m z e l l e n dreierlei Bewegungsformen: i vielen derselben bleibt das vordere (mit schwingenden Cilien besetzte, aline), sowie das hintere (grüne) Ende ihrer Körperaxen genau in der hn der fortschreitenden Bewegung, mag diese gerade oder etwas gebogen rwärts gehen; sie schwimmen steif und ohne Schwanken vorwärts; dere beschreiben eine gerade oder etwas gebogene Schraubenlinie, wobei ıe Drehung um ihre Köperaxe immer einem Schraubenumlauf entspricht, dass die nämliche Zellseite stets nach außen gekehrt bleibt, während die rperaxe mit der Axe der Schraubenbahn parallel läuft. Drittens giebt es hwärmer, deren vorderes Ende eine Schraubenlinie, deren hinteres eine ade oder eine Schraube von geringerem Durchmesser beschreibt. Diese wegungsformen sind nur bei langsamer Drehung und Fortschiebung zu

erkennen. Die Bewegung der Zoospermien stimmt nach NAEGELI im Wesent lichen mit jenen überein und er ist überzeugt, dass bei vollkomme regelmäßiger Form, bei symmetrischer Vertheilung der Masse die Zelle innerhalb eines homogenen Mediums in einer geraden Linie hinschwimme würden, und dass alle Abweichungen von dieser und der einfachen Rota tion um die eigene Körperaxe davon herrühren, dass die beweglichen Körpe nicht symmetrisch gebaut sind, ihren Schwerpunkt nicht im Centrum habe und nicht ringsum gleiche Reibung erfahren. Die Richtung der Rotatio ist gewöhnlich für jede Art, Gattung oder Familie constant, doch giebt e drehungsvage, zu denen die Täfelchen von Gonium gehören. Häufig ist es aber bei einzelligen Schwärmern unmöglich, sich von ihrer Rotationsrichtung zu überzeugen, was, wie NAEGELI zeigt, auf einer eigenthümlichen noch nicht verstandenen optischen Täuschung beruht (Tetraspora lubrica). Gewöhnlich geht das cilientragende Ende voran, doch können sie auch rückwärts gehen und dann drehen sie sich in entgegengesetzter Richtung (Ulothrix speciosa); diese Umkehrung geschieht, wenn sie anprallen: sie drehen sich dann eine Zeit lang auf einem Fleck, stehen still und gehen (ohne Wendung des Körpers) zurück. Die Umkehrung der Drehung findet aber nur insofern statt, als man das cilientragende Ende immer als das vordere betrachtet; nennt man dagegen das bei der fortschreitenden Bewegung (auch im Zurückweichen) vorangehende Ende das vordere, so bleibt die Drehungsrichtung immer die nämliche, die rückwärts gehende Bewegung dauert immer nur kurze Zeit und wird bald wieder mit der gewöhnlichen vertauscht.

Die fortschreitende und rotirende Bewegung stehen auch bezüglich ihrer Geschwindigkeit in einem nicht genau bestimmten Verhältniss und beide werden nach NAEGELI wahrscheinlich von derselben Ursache bewirkt. In der Regel steigert oder mindert sich die eine mit der anderen, wenn eine Schwärmzelle jedoch anstößt, so bleibt sie stehen, fährt aber fort, sich um ihre Axe zu drehen, zuweilen soll sich eine auch fortschieben, ohne sich zu drehen; bei Abwesenheit aller Hindernisse scheinen aber beide Bewegungen immer vereinigt zu sein. Dagegen sieht man auch Zellen, die bei gleich viel Drehungen in der Zeiteinheit ungleich schnell vorwärts schwimmen, oder bei gleicher fortschreitender Geschwindigkeit sich ungleich schnell drehen. — Dabei machen sich offenbar individuelle (von der Organisation abhängige) Unterschiede geltend: die gleichzeitig im Gesichtsfelde befindlichen, also gleichen äußeren Bedingungen ausgesetzten Schwärmzellen derselben Pflanze bewegen sich ungleich schnell: die Zellen von Tetraspora lubrica z. B. durchlaufen bei 14° C. den Raum von 1/5 Mill. in 1,2—2,4 Sec. und drehen sich, an der oberen oder unteren Glasplatte anstoßend, einmal in 0,3—1,8 Sec. um. — Die Wärme beschleunigt auch diese Bewegungen der protoplasmatischen Gebilde. Nach UNGER legten die Schwärmsporen von Vaucheria eine Weglänge von 1 Zoll in 63—65 Sec. zurück.

Nicht ohne Berücksichtigung darf die Thatsache bleiben, dass die Schwärmer und Spermatozoiden ihre Bewegung schon beginnen, bevor sie noch frei im Wasser sind. Bei sich theilenden Palmellaceen sah ich am frühen Morgen die Bewegung oft schon beginnen, wenn die Theilung noch lange nicht beendigt war: die noch in der Mitte zusammenhängenden Tochterzellen zitterten lebhaft und begannen nach völliger Trennung in der Mutterzellhaut zu wimmeln. Das Wimmeln ist wohl überhaupt dieselbe Bewegung wie die der frei herumschwimmenden Zellen, nur gehemmt durch beständiges Gegeneinanderstoßen der Zellen innerhalb des engen Raumes der Mutterzellhaut. Eine ähnliche Erscheinung ist die Bewegung der Spermatozoiden innerhalb ihrer Zellhaut, bevor sie dieselbe durchbrechen; THURET sagt von denen der Charen: »On voit les anthérozoides s'agiter et se réplier en tout sens à l'intérieur des articles (Zellabtheilungen der Antheridien), où ils sont renfermés; après des efforts plus ou moins longs, ils s'échappent au déhors par un mouvement brusque, pareil à l'élasticité d'un ressort, qui se detend.« Auch bei den Pellien, Farnen, Pilularien ist nach HOFMEISTER das Spermatozoid schon in kreisender Bewegung, bevor es aus seiner Zellhaut ausschlüpft.



Fig. 358. Wärmkasten für das Mikroskop, um bei verschiedenen und constanten Temperaturen die Bewegungen protoplasmatischer Gebilde beobachten zu können. — Der Kasten besteht aus Zinkblech, hat unten und an den vier Seiten doppelte Wandung, deren Hohlraum mit Wasser gefüllt ist; oben ist er offen, um das Mikroskop *m* einsetzen zu können, dessen Schraube bei *s* gehandhabt wird. — *d d* ein Deckel — *f* ein Fenster, in welches eine farblose oder auch gefärbte Scheibe eingesetzt wird; mit geringer Veränderung des Kastens können vor die Fensteröffnung parallelwandige Flaschen mit farbigen Flüssigkeiten eingesetzt werden. — *t* ein Thermometer.

Dass die Bewegungen der Schwärmsporen, da sie echte Lebensphänomene sind, nur innerhalb gewisser Temperaturgrenzen stattfinden und dass für sie eine Optimaltemperatur, bei welcher die maximale Beweglichkeit eintritt, vorhanden sein muss, ist nur ein specieller Fall des in der zwölften Vorlesung allgemein

Gesagten. Ich gehe darauf nicht näher ein. Dagegen gehört die Reizbarkeit der Schwärmsporen für das Licht nicht nur zu den merkwürdigsten sondern nach den neuesten Untersuchungen von STAHL und STRASBURGER auch zu den bestbekannten Reizerscheinungen im Pflanzenreich. Bevor ich jedoch das Wichtigste darüber mittheile, habe ich noch auf eine Thatsache hinzuweisen, welche hier nothwendig in Betracht kommt und von mir vor sechs Jahren constatirt worden ist; sie betrifft die rein passiven Bewegungen, denen die Schwärmsporen unter Umständen durch bloße Wasserströmungen unterliegen, deren Resultat man aber früher ebenfalls den aktiven Bewegungen derselben zugeschrieben hatte.[3])

In stagnirenden Wasserlaken, Regenfässern, ausgehöhlten Steinen u. s. w. findet man zumal im zeitigen Frühjahr nicht selten das Wasser mehr oder weniger intensiv grün gefärbt von unzähligen Schwärmsporen. Gießt man solch grünes Wasser in einen gewöhnlichen Teller oder sonst ein flaches Gefäß und stellt man dasselbe in die Nähe eines Fensters, so findet man nach einiger Zeit, dass fast sämmtliche Schwärmsporen an dem dem Fenster zugekehrten Rande des Gefäßes angesammelt sind; zuweilen, wie unsere Fig. 359 *A* zeigt, ist zugleich noch eine in der Mitte der Flüssigkeit schwimmende grüne Figur vorhanden, deren Spitze dem Fenster zugekehrt ist. Enthält die Flüssigkeit zugleich große und kleine (Makro- und Mikrosporen) z. B. von Haematococcus pluvialis u. a., so findet man nach einiger Zeit die sämmtlichen Mikrosporen an dem dem Fenster zugekehrten Rande und zwar an der Oberfläche des Wassers, die Makrosporen dagegen an dem vom Fenster abgekehrten Rande des Gefäßes und zwar am Grunde des Wassers angesammelt. Lässt man dagegen das betreffende Gefäß in der Mitte eines gleichmäßig temperirten Zimmers oder auch außerhalb eines Gebäudes bei allseitig gleicher Temperatur stehen, so bilden sich wolkenähnliche Ansammlungen von Schwärmsporen in der Mitte der Flüssigkeit, welche die mannigfachsten Formen darbieten können, die aber von den vorigen dadurch verschieden sind, dass weder der äußere noch der innere Rand des Gefäßes bevorzugt ist; vielmehr bilden die Schwärmsporen wolkenähnliche Ansammlungen in Form rundlicher Tupfen, welche von der Oberfläche der Flüssigkeit bis zum Grunde derselben hinabreichen oder concentrisch geordnete kreisförmige Wolken zugleich mit strahliger Anordnung und Tupfenbildung, wie in unserer Fig. 359 *B*, oder auch netzartige, über das ganze Gefäß verbreitete Figuren.

Ich fand nun, dass beide Arten von Ansammlungen der Schwärmsporen in der Flüssigkeit in der mannigfaltigsten Weise wechseln können und auch dann eintreten, wenn das betreffende Gefäß entweder mit einer Glasglocke oder mit einem undurchsichtigen aus Pappdeckel bestehenden Recipienten bedeckt ist. Das Licht als solches wirkt auf diese Figurenbildung nicht ein, vielmehr sind es die durch Erwärmung und Abkühlung in dem Wasser erzeugten Strömungen, welche die genannten Ansammlungen

von Schwärmsporen hervorrufen: steht das betreffende Gefäß an einem Fenster, besonders dann, wenn es draußen kühl oder kalt, der Ofen im Zimmer aber geheizt ist, dann geht eine beständige Wasserströmung in dem Teller oder sonstigem Gefäß in der Art vor sich, dass das am Fensterrande des Gefäßes abgekühlte Wasser auf den Grund hinabsinkt, dort bis zum entgegengesetzten Rande hinfließt, aufsteigt und auf der Oberfläche als wärmeres Wasser wieder bis zum Fensterrande des Gefäßes hinströmt. Diese beständig rotirende Wasserströmung nimmt die schwimmenden Schwärmsporen mit und bewirkt, combinirt mit der aktiven Beweglichkeit derselben, dass sie sich in der angegebenen Weise entweder an dem kälteren dem Fenster zugekehrten Rande oberflächlich oder an dem wärmeren, dem Zimmer zugekehrten Rande am Grunde des Gefäßes ansammeln. Dass es sich hierbei wirklich nur um eine Temperaturdifferenz der beiden Gefäßränder, nicht aber um die Beleuchtung handelt, folgt nicht nur aus der schon genannten Thatsache, dass dieselbe Erscheinung auch unter einem undurchsichtigen Recipienten eintritt, sondern auch daraus, dass man die eben genannten Randansammlungen der Schwärmsporen hervorrufen kann, wenn man das Gefäß mit dem einen Rande auf einen kalten, mit dem anderen entgegengesetzen Rande auf einen warmen Körper stellt; gleichgiltig ob dabei das Licht überhaupt mitwirkt oder in beliebiger Richtung einfällt, immer bildet sich die oberflächliche Randansammlung der Schwärmsporen da, wo an der kälteren Stelle das Wasser in dem Gefäß hinabsinkt. Ebenso werden die vorhin genannten Tupfen,

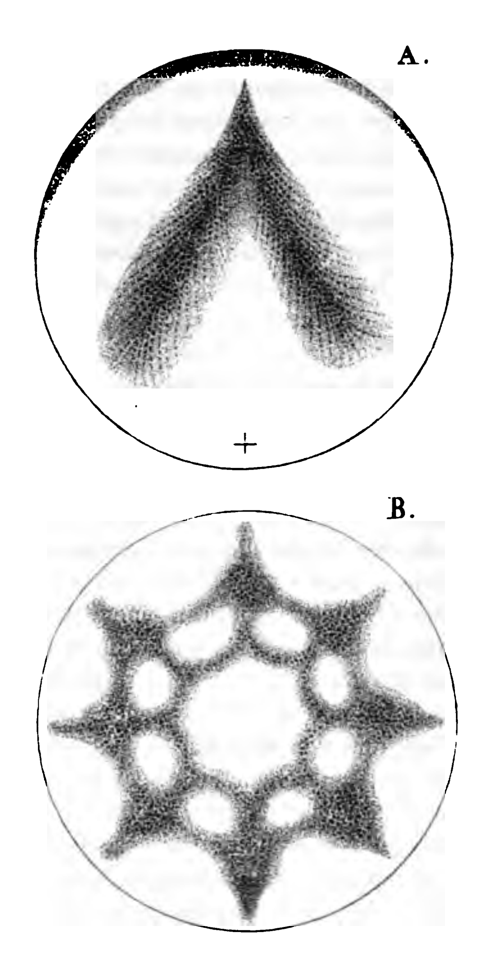


Fig. 359. Emulsionsfiguren. Mit Alkanna gefärbtes Baumöl wurde mit alkoholischem Wasser von beinahe gleichem (etwas größerem) specifischem Gewicht heftig geschüttelt, so dass eine feine Emulsion entstand; diese in einen Teller gegossen. — *A* Anordnung der Öltropfen nach einiger Zeit, wenn der Teller an dem einen (in der Figur oberen) Rande kälter als am anderen ist; *B* wenn der Teller allseitig gleich warm, am Grunde aber wärmer als an der Oberfläche der Flüssigkeit ist.

Netze, concentrischen Wolkenbildungen u. s. w. (Fig. 359 *B*) ganz unabhängig vom Licht bei allseitig gleicher Temperatur des Gefäßes dadurch hervorgerufen, dass der Boden des Gefäßes eine andere Temperatur empfängt als die Oberfläche desselben, besonders wenn die letztere unbedeckt ist und Dampfbildung stattfindet; dadurch entstehen verticale Strömungen in der Flüssigkeit in auf- und absteigender Richtung, wobei die darin enthaltenen Schwärmsporen an den relativ ruhigeren Stellen sich ansammeln. Alle diese Erscheinungen konnte ich in ganz gleicher Weise hervorrufen, wenn ich statt Schwärmsporen-haltigen Wassers eine aus Wasser und Alkohol gemischte Flüssigkeit anwandte, in welcher gefärbtes Baumöl in Form sehr kleiner Tröpfchen vertheilt war, wobei nur zu beobachten war, ob diese feinen Öltröpfchen ein wenig leichter oder ein wenig schwerer waren als das Gemisch von Alkohol und Wasser.

Ganz abgesehen von diesen durch Temperaturdifferenzen der Flüssigkeit hervorgerufenen Strömungen, durch welche die Schwärmsporen passiv mitgeführt und dazu veranlasst werden, in dem Gefäß die genannten wolkenartigen Ansammlungen zu bilden, besitzen nun die Schwärmsporen eine eigenthümliche Reizbarkeit für das Licht, die darin besteht, dass sie bei ihren Schwimmbewegungen, die übrigens auch ohne Lichtwirkung stattfinden, eine bestimmte Richtung einschlagen und zwar so, dass sie dabei entweder der Lichtquelle entgegenschwimmen oder von dieser abgekehrt in der Richtung der Lichtstrahlen sich bewegen. Ist eine große Anzahl von gleichartigen Schwärmsporen in einem Wassertropfen unter dem Mikroskop enthalten und werden sie plötzlich von einer Seite her beleuchtet, so schwimmen sie sämmtlich der Lichtquelle zu oder von dieser hinweg. Diese Erscheinung ist es nun, welche Stahl und Strasburger ausführlicher studirt haben und den Angaben des letzteren entnehme ich noch eine Reihe speciellerer Thatsachen.[4]) Er beobachtete vorwiegend die Schwärmsporen von Haematococcus lacustris, Ulothrix zonata, Chaetomorpha aerea, von Ulven, Botrydium granulatum, Bryopsis u. a. Algen, zumal auch von Chytridium, einer nicht chlorophyllhaltigen Alge. Wie schon 1868 Walz gefunden und später Cornu bestätgt hatte, wird die letzte Ausbildung und Ausstoßung der Schwärmsporen und Spermatozoën aus ihren Mutterzellen nicht nur durch die geeignete Temperatur, sondern auch durch eine hinreichende Quantität von im Wasser aufgelöstem Sauerstoff bedingt; aber auch das Licht wirkt begünstigend schon auf die Geburt dieser kleinen Organe, wie schon Thuret früher gefunden hatte, so zwar, dass man durch Verdunklung der betreffenden Algen und spätere plötzliche Beleuchtung derselben den Moment des Ausschwärmens künstlich hervorrufen kann. Im natürlichen Verlauf der Dinge bewirkt die genannte Abhängigkeit vom Licht, dass die Schwärmsporen im Allgemeinen früh Morgens zu bestimmten Stunden, d. h. wenn das Licht eine gewisse Intensität erreicht hat, aus ihren Behältern austreten und nun zu schwärmen beginnen.

Die Lichtwirkungen beschreibt STRASBURGER nun in folgender Weise: ill man besonders auffallende Erscheinungen, so ist es gut, die Versuche it Botrydium granulatum zu beginnen, nämlich mit den Schwärmsporen r in unserer Fig. 2 pag. 7 abgebildeten Alge. Ein Tags zuvor durch ıssaat der Sporen vorbereitetes Präparat, aus dem Dunkeln ins Tageslicht bracht, zeigt im ersten Augenblick der Beobachtung alle Schwärmer eichmäßig in Tropfen vertheilt; doch gleich haben sie sich mit ihrem vorren Ende nach der Lichtquelle gerichtet und eilen derselben in geraden, nst ziemlich parallelläufigen Bahnen zu. Nach wenigen, meist $1\frac{1}{2}$—2 Miıten sind fast sämmtliche Schwärmer an der Lichtseite des Tropfens angeımmen und schwärmen hier durch einander. Wird das Präparat umgekehrt, dass die Lichtseite desselben nunmehr von der Lichtquelle abgekehrt ist, verlassen alle noch beweglichen Schwärmer momentan den jetzt von der chtquelle abgekehrten Rand des Tropfens und eilen dem nunmehrigen chtrand desselben zu.

Der Kürze wegen mag der der Lichtquelle zugekehrte Rand der Flüssigit der positive, der entgegengesetzte aber der negative genannt werden.

»Wählt man Ulothrixschwärmer zur Beobachtung, so wird die Erscheiıng in gewissem Sinne noch auffallender. Auch diese eilen rasch und in st geraden Bahnen nach dem positiven Tropfenrande, doch nur selten thun es alle, vielmehr wird man in den meisten Präparaten einen größeren er geringeren Theil derselben ebenso rasch in entgegengesetzter Richtung, so nach dem negativen Rande zu, sich bewegen sehen. Es gewährt nun n eigenes Schauspiel, die Schwärmer so in entgegengesetzter Richtung und her mit scheinbar verdoppelter Schnelligkeit an einander vorüber eilen sehen. Wird das Präparat um 180° gedreht, so sieht man sofort die an r zuvor positiven Seite angesammelten wieder der negativen Seite, die vor an der negativen Seite angesammelten wieder der positiven zueilen. er angelangt bewegen sich die Schwärmer durch einander, sich je nach n Präparaten scharf oder weniger scharf am Rande haltend. Ununterochen bemerkt man auch sowohl an der positiven als auch an der negaen Seite einzelne Schwärmer, die plötzlich den Rand verlassen und gedeaus durch den Tropfen nach dem andern Rande hineilen. Ein solcher ıstausch findet ununterbrochen zwischen beiden Rändern statt. Ja nicht lten kann man einzelne Schwärmer, die eben vom entgegengesetzten nde kamen, wieder dorthin zurückkehren sehen. Andere noch bleiben tten in ihrem Laufe stehen und eilen nach dem Ausgangspunkt ihrer anderung zurück, um eventuell von dort aus das Spiel längere Zeit pendelig zu wiederholen.«

Nicht so prägnant fallen gewöhnlich die Erscheinungen bei Haemaoccus aus. Bei diesem sowohl wie bei Ulothrix bemerkte jedoch STRASGER, dass die kleinsten Schwärmer die rascheste Bewegung zeigen und farblosen von Chythriduim vorax verhielten sich genau wie die von

Haematococcus, wogegen andere farblose Schwärmer wie die der Saprolegnien vom Licht nicht beeinflusst wurden.

Eines der wichtigsten Resultate von STRASBURGERS und STAHLS Forschungen besteht darin, dass es Schwärmsporen giebt, die constant nur der Lichtquelle zueilen, aber auch solche, die nach ihr zu oder von ihr hinweg sich bewegen und somit ihr Cilienende in jener oder in dieser Richtung vorwärts bewegen. Dabei spielt aber die Lichtintensität eine sehr wichtige Rolle; im Allgemeinen so, dass bei geringer Lichtintensität die Schwärmer der Lichtquelle zu, bei starker Intensität von ihr wegschwimmen. Dies kann sowohl dadurch constatirt werden, dass sich der Beobachter mit seinem Präparat mehr und mehr von dem leuchtenden Fenster entfernt oder an diesem verbleibend lichtdämpfende Schirme einschaltet. Waren bei stärkerer Beleuchtung die Schwärmer am negativen Rande des Tropfens versammelt, so erreicht man einen Punkt von geringer Lichtintensität, bei welchem sie nach dem positiven Rande hinzuschwimmen beginnen. Dabei tritt noch eine Eigenschaft der Schwärmsporen in Wirksamkeit, welche STRASBURGER als Lichtstimmung derselben bezeichnet — eine Eigenschaft, welche sich selbst bei Schwärmsporen derselben Art mit der Zeit ändern kann und die darin besteht, dass die genannten Reaktionen überhaupt erst bei höherer oder niederer Lichtintensität eintreten. Wenn ich aber STRASBURGERS Angaben richtig verstehe, so ist im Grunde die Lichtstimmung nichts anderes, als ein mehr oder minder hoher Grad von Reizbarkeit, so zwar, dass Schwärmer, welche für niedere Lichtgrade gestimmt sind, schon für geringe Lichtintensitäten reizbar sind.

Die Schnelligkeit der Schwärmsporenbewegung scheint, wie schon NAEGELI betonte, vom Licht nicht beeinflusst zu werden, dagegen behauptet STRASBURGER, dass die Schwärmer sich um so geradliniger bewegen, je intensiver der sie richtende Lichtstrahl ist.

Obgleich uns die Bewegungsmechanik in all diesen Fällen ebenso wie bei dem Heliotropismus einzelliger und vielzelliger Pflanzen unbekannt bleibt, ist doch hervorzuheben, dass auch bei letzterem ganz ähnliche Modalitäten der Lichtempfindlichkeit vorkommen, speciell habe ich schon vor langer Zeit festgestellt, dass Sprossaxen derselben Pflanze z. B. Tropaeolum maius bei intensivem Licht negativ, bei schwachem Licht positiv heliotropisch sein können.

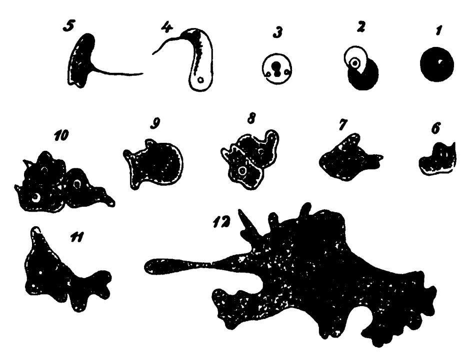
Nicht unerwähnt darf bleiben, dass nach STRASBURGER die Einwirkung des Lichts auf die Bewegungsrichtung der Schwärmsporen eine um so geringere ist, je größer dieselben sind. Speciell den größten bekannten Schwärmsporen spricht er, ebenso wie früher schon THURET, überhaupt die Lichtempfindlichkeit ab. Doch giebt es auch Ausnahmen: die kleinen gelben Schwärmer von Bryopsis scheinen unempfindlich für Licht, während die größeren grünen sehr lichtempfindlich sind.

Was die Brechbarkeit, Farbe oder Wellenlänge der wirksamen

ichtstrahlen betrifft, so bestätigte STRASBURGER auch hier das früher von ıir aufgestellte Gesetz, dass die mechanischen Wirkungen des Lichts an flanzen vorwiegend oder ausschließlich durch die stark brechbare, vor-'iegend blaue Hälfte des Spektrums bewirkt werden. Ließ er das auf die chwärmsporen wirkende Licht durch eine dunkle Lösung von Kupferoxyd-mmoniak, welche das blaue, violette Licht hindurchlässt, gehen, so reagirten ie Schwärmsporen ganz ebenso wie im gewöhnlichen weißen Tageslicht. /enn dagegen das Licht durch eine concentrirte Lösung von doppeltchrom-ıurem Kali ging, welches grüne, gelbe und rothe Strahlen hindurchlässt, so :agirten die Schwärmsporen gar nicht und ebenso, wenn er das Licht durch in Rubinglas, welches wesentlich nur dunkelrothes und grünes Licht durch-isst oder wenn er das beinahe rein gelbe Licht glühender Natriumdämpfe ·iner Natriumflamme) einwirken ließ.

Was endlich die Lichtintensität betrifft, so ist zunächst zu be-ıerken, dass die Schwärmsporen im Dunkeln nach allen Richtungen hin ı krummen, oft schlingenförmigen Bahnen sich bewegen und erst dann ır Ruhe kommen, wenn sie absterben oder sich irgendwo festsetzen. Die-nige Lichtintensität, durch welche überhaupt die Richtung ihrer Be-egungen beeinflusst wird, ist nach STRASBURGER bei verschiedenen Arten ɜrschieden. Die Chilomonas curvata sammelte sich an trüben Tagen über-ıupt nicht an einem bestimmten Tropfenrande; sie blieb im ganzen Tro-'en zerstreut; hellte sich aber der Himmel auf, so wanderte sie auf die chtseite des Tropfens. Haematococcusschwärmer dagegen sammelten sich hon dann am Lichtrande des Tropfens, wenn die Helligkeit kaum aus-:ichte, um Druckschrift zu lesen.

Als **amöboide** Bewegung bezeichnet man die Locomotion kleiner frei bender Protoplasmakörper, die ihrem sonstigen Wesen nach eigentlich ıch als Schwärmsporen bezeichnet werden könnten, zum Theil sogar



:. 360. *Physarum album* nach CIENKOWSKI. — 1 Spore, 2 Austritt ihres Inhalts; 3 der befreite Inhalt; 5 dieser als Schwärmer mit einer Cilie; 6, 7 nach Verlust der Cilie; 9, 10, 11 Verschmelzung der Amöben; 12 ein kleines Plasmodium.

rekt aus solchen, wie unsere Fig. 360 zeigt, als spätere Entwicklungs-ıfen hervorgehen. Besonders ist hier auf die sogenannten Myxoamöben,

d. h. die entsprechenden ersten Entwicklungszustände der Myxomyceten oder Schleimpilze hinzuweisen. Im Gegensatz zu den eigentlichen Schwärmsporen, deren relativ starrer Körper, wie es scheint, passiv durch die Schwingungen der Cilien fortbewegt wird, besteht die amöboide Bewegung darin, dass der übrigens scharf umgrenzte Protoplasmakörper einem festen Substrat adhärirend seine äußere Gestalt verändert, auf diesem hinkriecht, indem bald an dieser, bald an einer anderen Stelle des Umfangs die Protoplasmamasse sich auswölbt, an anderen Stellen eingezogen wird und so langsam vom Orte rückt — eine Bewegungsform, die vielleicht am besten durch die bloße Vergleichung der Figuren 9—12 in unserer Fig. 360 veranschaulicht wird. Über die Mechanik derartiger Bewegungen ist im Grunde nichts bekannt, obgleich man es seit 20 Jahren wiederholt versucht hat, darüber klar zu werden[5].

An die amöboiden Bewegungen schließen sich unmittelbar die der **Plasmodien** an[6]). Die letzteren entstehen durch die Verschmelzung zahlreicher Myxoamöben, wodurch ein größerer, zuweilen selbst colossaler Protoplasmakörper gebildet wird, über dessen Natur und Bewegungsart ich schon auf pag. 100—102 das Nöthige gesagt habe. Die kriechende Amöbenbewegung verwandelt sich bei den Plasmodien ihrer Größe entsprechend in eine mehr fließende, die im Großen und Ganzen ungefähr so aussieht, wie das Fließen eines dicken, zähen Schleims. Freilich ist das nur ein äußerer Schein, denn während im letztgenannten Fall die schleimige Masse passiv äußeren Kräften, zumal der Schwere folgt, handelt es sich bei den Plasmodien um Lebensbewegungen, um die Verschiebungen ihrer kleinsten Theilchen an einander, welche durch innere Kräfte bewirkt werden. Innerhalb einer cohärenten, nach außen scharf begrenzten, ihre Umrisse aber beständig ändernden Grundmasse bilden sich mehr flüssige, zahlreiche Körnchen enthaltende Portionen, welche in lebhafter Strömung begriffen sind, die in ihrer Richtung ebenso wie in ihrer Intensität wechselt (st. Fig. 80 A pag. 100), ohne dass irgendwo äußere Anstöße diese Veränderungen hervorrufen. Die Reizbarkeit der Plasmodien für den Einfluss des Lichts constatirte ich schon vor etwa 15 Jahren. Bringt man größere Haufen von Gerberlohe, in welcher zahlreiche kleine, gelbe Plasmodien der sogenannten Lohblüthe (Aethalium septicum) enthalten sind, auf einem Teller liegend in einen dunklen Raum, so kriechen sämmtliche Plasmodien in wenigen Stunden an die Oberfläche der Lohe hervor, um dort zu größeren gelben Massen zu verschmelzen. Stellt man das Präparat zur rechten Zeit in ein helles Zimmer, so verschwinden die Plasmodien wieder von der Oberfläche, sie kriechen ins Innere der Lohe hinein, um bei abermaliger Verdunklung wieder hervorzukommen, so dass man im Laufe eines Tages dieses Spiel mehrfach wiederholen kann. Nach Angaben von BARANETZKY[7]) scheint es auch, dass Plasmodien, welche auf Glasplatten hinauf gekrochen und dort in Form zierlicher Netze ausgebreitet sind, sich von

enigen Stellen hinweg ziehen, welche willkürlich beleuchtet werden, sich an den beschatteten sammeln. Jedoch besteht diese Lichtempfind-ceit nur während eines gewissen Lebenszustandes der Plasmodien; n ihre innere Entwicklung soweit gediehen ist, dass sie zur Frucht-ung schreiten wollen, so erscheinen sie auch bei starker Beleuchtung ler Oberfläche der Lohe. Ich habe auch schon auf das merkwürdige orkriechen der Plasmodien an Pflanzenstengeln, an Blumentöpfen und ren zuweilen recht hohen Gegenständen aufmerksam gemacht. Am itesten kann man sie dazu veranlassen, wenn man feuchte Glasplatten ohe vertical steckt, in welcher junge Plasmodien enthalten und eben egriffe sind, an die Oberfläche zu kriechen; dann steigen im Laufe we-r Stunden die netzförmigen Körper bis zu den höchsten Punkten der platten hinauf, die man nun wegnehmen und direkt unter das Mikro-bringen kann, um ihre inneren Bewegungen genauer zu beobachten. st wohl kaum zweifelhaft, dass dieser Drang, aufwärts zu kriechen, als geotropische Reizwirkung zu betrachten ist, d. h. dass eine uns noch kannte Einwirkung der Schwerkraft auf die Molekularstruktur des oplasmas die Verschiebungen der Moleküle so beeinflusst, dass daraus eßlich die genannte Wirkung entsteht. Es ist aber kaum nöthig zu n, dass die einzelnen mechanischen Vorgänge dabei ganz unbekannt sind.

In allen wesentlichen Punkten stimmt mit der Bewegung der Plasmo-die sogenannte Circulation[8]) des Protoplasmas im Innern lebens-iger Zellen überein; nur ist in diesem Falle durch die feste Zellwand Umfang des Raumes ein für allemal bestimmt, innerhalb dessen die egungen des Protoplasmakörpers stattfinden können. Das Zustande-men derselben, wenn die anfangs ganz mit Protoplasma gefüllten n durch Wasseraufnahme wachsen, wobei zunächst kleine Wasser-e oder Vacuolen im Innern auftreten, wie dann die Wassermasse oder Zellsaft mehr und mehr zunimmt, so dass in der später stark vergrößer-Zelle der Protoplasmakörper einen mehr oder minder dickwandigen darstellt, welcher der Innenseite der Zellhaut überall dicht anliegt den Zellsaft umschließt, durch welchen hindurch strang- oder platten-ige Protoplasmafäden zu dem den Zellkern einhüllenden Klumpen lau-ınd wie das alles in Bewegung ist, wurde schon pag. 95—98 geschil-und an Abbildungen erläutert; auch wird die hier nebenan stehende, neinem Handbuch reproducirte Figur noch dazu beitragen, dem Leser Vorstellung von dem in Circulation begriffenen Plasma zu geben. Das ere ist in der umstehenden Figur als fein punktirte Masse dargestellt, elcher aber auch größere Körper, nämlich stärkehaltige Chlorophyll-er, liegen; an einer Stelle erblickt man sogar einen kleinen Krystall Calciumoxolat. Im Grunde sind es eben die Bewegungen dieser klei-Körnchen oder Mikrosomen und der größeren, an denen die scheinbar ıende Bewegung aller Theile des Protoplasmas zu erkennen ist; nur

eine äußerste, der Zellwand dicht anliegende Schicht bleibt, wie es s
in relativer Ruhe. Nachd
schon am angegebenen O
Bewegungsform in der
sache charakterisirt habe
eine genauere Beschreibun
Einzelheiten dem Leser doc
Vorstellung von den bewe
Ursachen geben würde, s
ich mich hier darauf beschr
in Kürze auf das Wenige
weisen, was wir über di
barkeit des circulirenden
plasmas wissen, und im G
gilt das Mitzutheilende au
die seltenere Bewegungsfo
das rotirende Protoplasma,
ebenfalls l. c. schon er
wurde. Ob und inwiefern
die Schwerkraft irgendwi
die Bewegungen einwirkt, i
bekannt. Dass die Rotatio
Circulation auch in dau
tiefer Finsterniss und ebe
farbiger Beleuchtung stat
und durch die Beleuchtung
dem Mikroskop wenigstens
auffallende Veränderung e
ist allgemein bekannt[9]), ob
damit nicht ausgeschlosse
dass vielleicht genauere S
in dieser Richtung doch
Reizbarkeit für Lichtwechse
den erkennen lassen. Bei d
ßen Empfindlichkeit der Sch
sporen für Licht und der i
hin deutlichen der Plasn
ist kaum zu glauben, da
Protoplasma innerhalb der
dem Licht gegenüber sich g
giltig verhalten sollte;
enthalten ja alle heliotropi

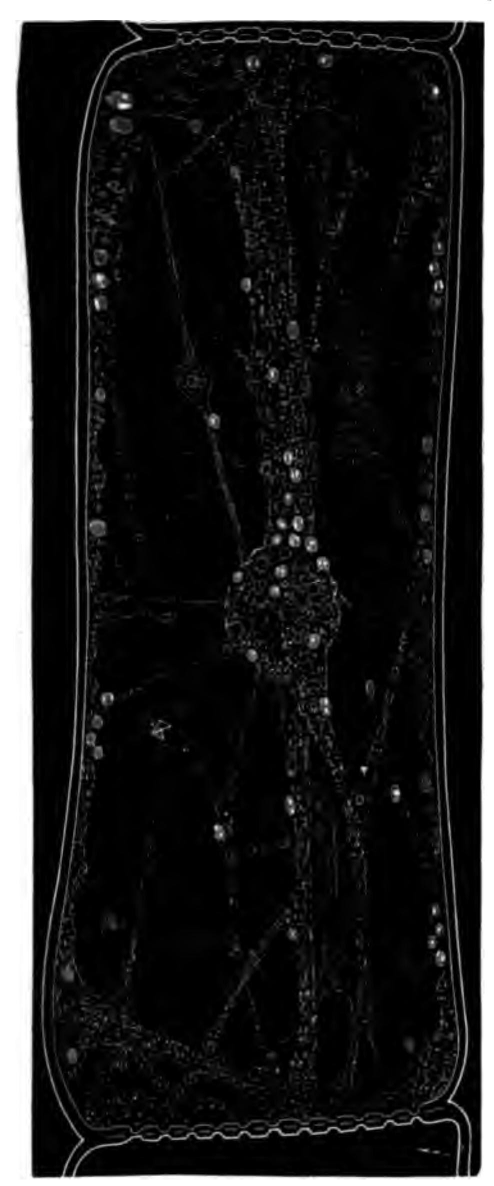


Fig. 361. Optischer Längsschnitt der mittleren Zelle eines Kürbishaares (vom Kelch einer jungen Blüthenknospe). Umrisse der Zellhaut vereinfacht (die feinen Körnchen des Protoplasmas in der Zeichnung zu grob); der centrale Klumpen, der Vacuolen enthält, umschließt den Zellkern; die überall lebhaft bewegten Stromfäden führen (stärkehaltige) Chlorophyllkörner mit sich fort; an einer Stelle links wurde auch ein Krystall mit fortgeschwemmt.

Organe, die also für Licht empfindlich sind, Protoplasma in ihren Zelle

ir haben alle Ursache zu glauben, dass der Lichtreiz bei heliotropischen rganen zunächst das Protoplasma derselben trifft und dass erst von diesem is die entsprechenden Veränderungen in den Zellhäuten eingeleitet wer-en. Damit ist aber ohne Weiteres gesagt (und das Raisonnement gilt auch on den geotropischen Organen), dass alles in Zellen eingeschlossene Proto-lasma für Schwere und Licht reizbar ist, nur freilich in einer mikrosko-isch nicht unmittelbar kenntlichen Art; zudem muss es ja nicht gerade ine Veränderung der Circulation und Rotation sein, in welcher sich die eizbarkeit des Protoplasmas für diese Agentien auszusprechen hätte und ei der folgenden Betrachtung der Bewegungen der Chlorophyllkörner wer-en wir sehen, dass diese wahrscheinlich auf Lichtreize in farblosem Pro-oplasma zurückzuführen sind.

Sehr energisch wirkt die Wärme als Reizmittel und zwar so, dass die trömende Bewegung mit zunehmender Temperatur bis zu einem Optimum erselben beschleunigt wird. Temperaturen oberhalb dieses Optimums erlangsamen dagegen die Bewegung und endlich (bei circa 45° C.) zieht ich das Fadennetz des circulirenden Protoplasmas in einen Klumpen zu-ammen, aus welchem jedoch, wenn diese Einwirkung nicht zu lange ge-auert hat, bei einer niederen und günstigeren Temperatur die normale onfiguration des Protoplasmakörpers nach kurzer Zeit sich wieder her-tellt.[10]) Aehnlich wirken starke elektrische Reizungen und besonders her-orzuheben ist hier, dass Druck auf die Zellwand zuweilen ähnliche Effekte ervorruft, in manchen Fällen wenigstens vollständige Sistirung der Be-egung, bis später dieselbe wieder eintritt. Daher kommt es, dass an frisch ergestellten Präparaten von protoplasmareichen Haaren oder inneren Zellen ie Circulation und Rotation in den ersten Minuten oft längere Zeit hindurch ar nicht wahrzunehmen ist, während dieselben Präparate oft einige Stun-en später lebhafte Bewegung zeigen; nach neueren Beobachtungen von EHNECKE wirkt übrigens auch längeres Liegen der Präparate in Wasser, lso wohl ein gewisser krankhafter Zustand des Protoplasmas beschleu-igend auf die Bewegungen, so dass diese oft längere Zeit nach der Präpara-on viel lebhafter sind als in dem normalen Zustand.[11]) Nicht unerwähnt ag bei dieser Gelegenheit bleiben, dass das rotirende und circulirende rotoplasma seine Bewegungen auch dann fortsetzt, wenn man durch Ein-irkung von Zuckerlösung Exosmose des Zellsaftwassers bewirkt, wobei ich das Protoplasma von der Zellwand allseitig ablöst und contrahirt, ja bei en Wurzelhaaren von Hydrocharis gelingt es sogar gelegentlich, den con-ahirten Protoplasmakörper innerhalb der Zellwand in Theile zerreißen zu ssen, deren jeder eine dickwandige Protoplasmablase darstellt, deren ubstanz noch lange in kräftiger Rotation verharrt.

Ich hatte schon 1861 auf die merkwürdige Thatsache aufmerksam ge-acht, dass Blätter verschiedenster Pflanzen im intensivsten Sonnenlichte ellgrün, im Schatten dunkelgrün erscheinen und dass man dement-

sprechend eine Art Lichtbild herstellen kann, wenn man etwa einen schwarzen Papierstreifen über ein Blatt legt, welches von der Sonne beschienen wird; nimmt man das Papier weg, so erscheint die verdunkelte Stelle dunkelgrün, die vom Licht getroffenen Partien hellgrün. Es war mir damals nicht gelungen, die richtige Erklärung für diese Thatsache zu gewinnen, die nunmehr aber durch spätere Untersuchungen von FAMINTZIN, FRANK, BORODIN und ganz besonders STAHL gefunden worden ist, indem sie zeigten, dass die Chlorophyllkörner unter dem Einfluss des Lichts innerhalb der Zellen verschiedene Lagen annehmen, welche nothwendig für den Gesammtanblick eines Blattes das vorhin beschriebene Resultat ergeben müssen. Da sich mit diesen Erscheinungen noch allgemeinere Gesichtspunkte auch für die richtige Beurtheilung des eigentlichen Heliotropismus eröffnen, so lohnt es sich, specieller auf dieselben einzugehen, wobei ich die sehr gründliche Arbeit von STAHL [12]) zu Grunde lege. Derselbe studirte zunächst die Fadenalge Mesocarpus, an welcher die fraglichen Erscheinungen mit besonderer Klarheit hervortreten: »Die zu langen Fäden vereinigten, gestreckt cylindrischen Zellen dieser Alge enthalten ein axiles, die Zelle der Länge nach durchziehendes Chlorophyllband, dessen Ränder mitunter ringsum bis zum protoplasmatischen Wandbeleg reichen; in diesem Fall wird die ganze Zelle durch dasselbe in zwei ungefähr gleiche Hälften getheilt. Das Chlorophyllband ist meist in einer Ebene ausgebreitet: betrachtet man es von der Fläche, so erscheint die ganze Zelle gleichmäßig grün gefärbt; dreht man den Algenfaden um 90°, so dass das Chlorophyllband nicht mehr von der Fläche, sondern im Profil gesehen wird, so durchzieht ein dunkelgrüner Längsstreif in ihrer ganzen Länge die sonst durchsichtige Zelle.« Bringt man auf den Objektträger des Mikroskops verschiedene Fäden dieser Alge, so erblickt der Beobachter die beschriebenen Chlorophyllplatten von der Fläche im Profil oder in mittleren Stellungen. »Ungestört sich selbst überlassen bietet solch ein Präparat nach einiger Zeit ein von dem früheren verschiedenes Aussehen — man findet nämlich, dass in gerade gestreckten Fäden sämmtliche Bänder in einer Ebene angeordnet sind. Die Orientirung der Platten ist dieselbe in allen einander parallel liegenden Zellen, aber eine verschiedene in solchen, die sich kreuzen.« Der Einfachheit wegen sollen hier bloß diejenigen Fäden berücksichtigt werden, welche horizontal liegen und rechtwinklig zu ihrer Längsaxe vom Tageslicht (von einem Fenster her) getroffen werden. In diesem Fall ist leicht zu constatiren, dass die Chlorophyllplatten sämmtlich ihre breite Oberfläche dem Licht so zukehren, dass sie von dessen Strahlen rechtwinklig getroffen werden. Verändert man die Richtung der einfallenden Strahlen, so drehen sich die Chlorophyllplatten langsam in der Art, dass sie immer ihre Fläche rechtwinklig den Lichtstrahlen darbieten; bei warmem Wetter und kräftig vegetirenden Pflanzen vollziehen sich die betreffenden Bewegungen in wenigen Minuten. Direktes Sonnenlicht bewirkt dagegen nach kurzer Zeit eine ganz

andere Stellung der Chlorophyllplatten, nämlich so, dass diese ihre eine Kante der Sonne zukehren oder mit anderen Worten, ihre Flächen mit den einfallenden Strahlen parallel stellen. »Das Licht übt also einen richtenden Einfluss auf den Chlorophyllapparat von Mesocarpus. Bei schwächerem Licht orientirt sich derselbe senkrecht zum Strahlengang (was STAHL die Flächenstellung heißt), bei intensiver Beleuchtung fällt dessen Ebene in die Richtung des Strahlengangs (was er als Profilstellung bezeichnet).«

In den Schläuchen der Vaucheria (pag. 129) sind im protoplasmatischen Wandbeleg rundliche Chlorophyllkörner vorhanden; je nach der Intensität des Lichts ordnen sich auch diese in einer Weise, die man am einfachsten dann versteht, wenn man die Chlorophyllkörner selbst als Theile der bei Mesocarpus beschriebenen Chlorophyllplatte auffasst. Dauert die intensive Beleuchtung längere Zeit, so sammeln sich die Chlorophyllkörner in einzelne Haufen — ein Vorgang, den DE BARY an den Schläuchen von Acetabularia (einer Meeresalge) mit größerer Energie stattfinden sah und folgendermaßen beschreibt: »Werden lebhaft vegetirende, einige Milimeter lange Schläuche von den Sonnenstrahlen direkt getroffen, so ballt sich das chlorophyllführende Protoplasma augenblicklich zu unregelmäßigen Klumpen zusammen. Man sieht die einzelnen Körner rapide ihren Ort verlassen und gleichsam gegen einander stürzen, an einzelnen Punkten sich zu Ballen anhäufen, welche durch Hinzutritt immer neuer Körner zu dicken, den ganzen Querschnitt des Schlauches wie Pfropfen ausfüllenden Klumpen anschwellen, während aus den angrenzenden Querabschnitten alles Chlorophyll verschwindet. Nach wenigen Minuten erscheint daher der vorher gleichmäßig grüne Schlauch bei Betrachtung mit bloßem Auge oder mit der Lupe in ungleich große und unregelmäßig geordnete, abwechselnd dunkelschwarz grüne und ganz farblose Querzonen getheilt.«

Wir wenden uns nun zu dem Verhalten der Chlorophyllkörner in gewöhnlichen, gewebeartig verbundenen Zellen und betrachten zuerst ein Beispiel, wo diese nur eine einzige Schicht bilden, wie es bei den Blättern der Laubmoose der Fall ist. Bei gewöhnlicher diffuser Beleuchtung liegen die Chlorophyllkörner in den Moosblättern sowie in den ähnlich gebauten Vorkeimen der Farne nur an den Außenflächen der Zellen, während die dazu rechtwinklig stehenden, je zwei Zellen von einander abgrenzenden Wände nicht mit Chlorophyllkörnern besetzt sind. Nach BORODIN genügt bei Funaria (Fig. 82 pag. 103) schon eine kurze Verdunklung, um diese Stellung zu verändern: die Chlorophyllkörner verlassen die freien Außenwände der Zellen und wandern auf die Seitenwände hinüber, so dass nach einiger Zeit die obere und untere Fläche eines solchen Blattes und einer jeden Zelle desselben vollkommen chlorophyllfrei sind. Werden die Blätter dem Licht ausgesetzt, so tritt sehr bald wieder die vorige Anordnung ein. In dem ebenfalls einschichtigen Parenchym von Lemna trisulca (einer Wasserlinse) findet man am gewöhnlichen Tageslicht ebenso die freien, oberflächlichen

Wände der Zellen mit Chlorophyllkörnern besetzt. Wird aber eine solche Pflanze, wie BORODIN fand, der Wirkung des direkten Sonnenlichtes ausgesetzt, so tritt rasch eine Veränderung in der Vertheilung der Chlorophyllkörner ein. Nach 10—15 Minuten bedecken sie, wie unsere Fig. 362 *B* zeigt, gleichmäßig die Seitenwände; auf Flächenansichten bilden die Chlorophyllkörner in diesem Zustand ein regelmäßiges Netz, dessen Maschen den einzelnen Zellen entsprechen. Nach länger andauernder Sonnenbeleuchtung ist dasselbe nicht mehr vorhanden; die Körner bilden jetzt unregelmäßige Gruppen, welche die Ecken einnehmen, wo mehrere Zellen zusammenstoßen. Bei weiter fortgesetzter Beleuchtung erfolgt keine weitere Veränderung. Wird die Pflanze aber aus dem Sonnenlicht entfernt und bloß diffusem Tageslicht ausgesetzt, so verlassen die Chlorophyllkörner den genannten Ort und verbreiten sich an den Außenwänden der Zellen. Die beschriebene Lagenveränderung kann durch abwechselnde intensive und schwächere Beleuchtung beliebig oft hervorgerufen werden.

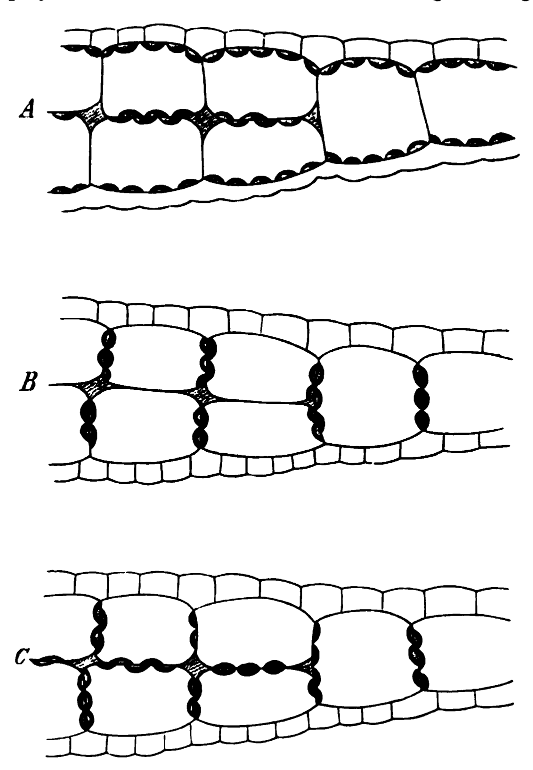


Fig. 362. Querschnitt durch das Laub von Lemna trisculа (nach STAHL). *A* Flächenstellung (Tagstellung). *B* Anordnung der Chlorophyllkörner im intensiven Licht. *C* Dunkelstellung der Chlorophyllkörner. (Nach STAHL.)

Von den zahlreichen Beobachtungen STAHLS am Chlorophyllgewebe phanerogamer Blätter sei hier noch seine Angabe über Oxalis acetosella (Waldsauerklee) angeführt: »Die Zellen der oberen an die Epidermis grenzenden Zellenschicht des Blattes sind zu mehr oder weniger stumpfen Kegeln ausgebildet, die mit ihrer Basis der Epidermis aufsitzen. Die zwei unteren Zellenlagen des Mesophylls bestehen aus flachen sternförmigen Zellen, wie in unserer Fig. 363. Gesunde Blätter dieser Pflanze wurden flach auf einem Teller ausgebreitet und den senkrecht auffallenden Sonnenstrahlen ausgesetzt. Durch Uebergießen mit frischem Wasser wurde eine zu große Erwärmung der Blätter verhindert. Einzelne Blättchen wurden durch Papierschirme vor den direkten Sonnenstrahlen geschützt. Nach einer Stunde

wurden die markirten Blättchen in Alkohol gelegt (um nämlich die Lage des Zellinhaltes zu fixiren). Die entfärbten Blättchen waren so durchsichtig, dass schon die Beobachtung bei durchfallendem Licht genügend war, um die verschiedene Vertheilung der Chlorophyllkörner in den beschatteten und besonnten Blättchen festzustellen. In unserer Fig. 363 ist *a* die Flächenansicht einer sternförmigen Zelle in einem beschatteten Blatt: die Chlorophyllkörner sind ungefähr gleichmäßig auf die der Blattfläche parallelen Wände vertheilt. In Fig. 363 *b* sind die Körner auf die zur Blattfläche senkrechten Wandpartien hinüber gewandert: diese Vertheilung findet man nach nicht zu langer Insolation. Sind die Blätter längere Zeit, etwa eine Stunde und darüber, von der Sonne beschienen worden, so trifft man die in c dargestellte Chlorophyllanordnung: die Körner liegen zu Klumpen vereinigt an den zweien benachbarten Zellen gemeinsamen Wandungen.

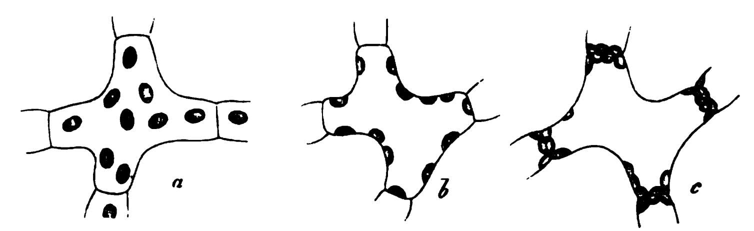


Fig. 363. Schwammparenchymzellen aus der untersten Parenchymlage des Blattes von Oxalis acetosella in einer zur Blattfläche senkrechten Richtung gesehen. *a* Flächenstellung der Chlorophyllkörner in diffusem Licht. *b* Profilstellung nach kurzer Besonnung, *c* nach längerer Insolation. (Nach STAHL.)

Ich möchte hier mit Rücksicht auf das vorhin über die Farbenänderung der Blätter bei intensiver und schwächerer Beleuchtung Gesagte einschalten, dass es nunmehr leicht verständlich ist, wie nach den genannten Beispielen durch die verschiedenen Stellungen der Chlorophyllkörner auch die Intensität der grünen Färbung der Blätter für das unbewaffnete Auge sich ändern muss: es leuchtet ein, dass ein Blatt, dessen Chlorophyllkörner sämmtlich an den Seitenwänden der Zellen liegen, dem Auge heller grün erscheinen muss, als wenn sie an denjenigen Wandflächen liegen, welche der Oberfläche des Blattes parallel laufen.

Was nun die Mechanik dieser Vorgänge betrifft, so habe ich schon früher, gestützt auf die Beobachtungen von FRANK, die Ansicht ausgesprochen, dass sich die Chlorophyllkörner dabei passiv verhalten, dass die entsprechenden Bewegungen dem Protoplasma selbst angehören, in welches sie eingebettet sind. Dieser Ansicht sind FRANK und STAHL beigetreten. Ist diese Ansicht aber richtig, wie kaum zu bezweifeln, so gelten alle bisher gemachten Angaben über die Chlorophyllkörner eigentlich dem Protoplasma selbst, womit dessen Lichtempfindlichkeit constatirt und genauer charakterisirt ist.

Auch die schon von MICHELI in einer bei mir 1866 gemachten Arbeit constatirte Formveränderung der Chlorophyllkörner bei verschiedener Be-

leuchtung wurde von Stahl bestätigt und genauer beschrieben. Bei dem Laubmoos Funaria fand er bei diffusem Tageslicht die an den Außenflächen der Zellen gelagerten Chlorophyllkörner einander beinahe berührend, nur durch schmale, farblose Protoplasmastreifen getrennt. Die Körner sind in diesem Zustand flach und polygonal. Dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt ziehen sie ihre vorspringenden Ecken ein, sie werden rundlich, ihr Umfang kleiner, wobei sie sich von einander mehr entfernen. Ähnliche Vorgänge fand Stahl auch in dem sogenannten Pallisadenparenchym phanerogamer Blätter, wobei dem Gesagten nur noch hinzuzufügen ist, dass im Sonnenschein wie im Schatten die Chlorophyllkörner dieser Zellen die sogenannte Profilstellung haben, d. h. an den dem Lichtstrahl parallelen Wänden sitzen; im Schatten sind die Chlorophyllkörner in diesem Fall ungefähr halbkugelig, in der Sonne mehr flach scheibenförmig. Ähnliche Veränderungen constatirte Stahl auch in dem Assimilationsparenchym der Lebermoose mit flach ausgebreiteten Sprossen, überhaupt konnte er die Erscheinung überall wahrnehmen, wo er sie aufsuchte. Zugleich ist aber zu bemerken, dass bei manchen Blättern durch anhaltende Insolation in den Pallisadenzellen klumpenförmige Anhäufungen der Chlorophyllkörner stattfinden.

Aus allen seinen zahlreichen Beobachtungen schließt nun Stahl: »Bei schwacher Beleuchtung wird der Lichtquelle die größte Fläche des Chlorophyllkorns zugekehrt; das Licht wird soviel wie möglich aufgefangen. Ein entgegengesetztes Verhalten macht sich bei sehr starker Beleuchtung bemerkbar: es wird dem Lichte eine kleinere Fläche dargeboten. Auf ganz verschiedenem Wege wird ein und dasselbe Ziel erreicht: die Chlorophyllkörper schützen sich bald durch Drehung (Mesocarpus), bald durch Wanderung oder Gestaltveränderung vor zu intensiver Beleuchtung«. Diese Erscheinungen am Chlorophyllapparat gehen aber noch Hand in Hand mit den ebenfalls von Stahl näher untersuchten Profil- und Flächenstellungen der ganzen Blätter bei sehr starker oder schwächerer Beleuchtung: wie wir später noch sehen werden, haben zahlreiche Blätter die Fähigkeit, sich durch besondere Einrichtungen bei schwacher Beleuchtung so zu stellen, dass die Lichtstrahlen ihre Fläche rechtwinklig treffen, wogegen intensives Licht sie veranlasst, die Profilstellung anzunehmen, d. h. der Sonne einen Rand zuzukehren, ihre Flächen also parallel mit dem Sonnenstrahl zu stellen, wobei eine zu starke Einwirkung des letzteren vermieden wird. Einrichtungen der mannigfaltigsten Art verbunden mit den entsprechenden Reizbarkeiten für Licht sind also an den Pflanzen vorhanden, um den Assimilationsapparat nicht nur als ganzes vielzelliges Organ, sondern auch die einzelnen Chlorophyllkörper desselben in besondere Lagen zu bringen, die wir jedenfalls als die für die Ausnützung des Lichts günstigsten betrachten müssen.

Mit Rücksicht auf die später zu beschreibenden heliotropischen Erscheinungen, besonders aber mit Rücksicht auf meine Theorie des Heliotro-

us muss ich noch auf zwei im Vorausgehenden schon enthaltene wich-
Thatsachen aufmerksam machen: erstens darauf, dass es sich bei allen
beschriebenen Erscheinungen nur um die Richtung des Lichtstrahls
eln kann: man wird nicht annehmen können, dass eine dem Licht
egenschwimmende Schwärmspore dies thut, weil ihr vorderes Ende
er beleuchtet sei als ihr hinteres; noch weniger wird man bei der
rophyllplatte von Mesocarpus, wenn sie ihre Flächen- oder Profilstel-
annimmt, oder bei den entsprechenden Bewegungen der Chlorophyll-
er daran denken wollen, dass die entsprechenden Bewegungen des
plasmas etwa dadurch hervorgerufen werden, dass die eine Seite
er als die andere beleuchtet sei, vielmehr kann es sich nur um die
tung handeln, in welcher der Lichtstrahl das reizbare Protoplasma trifft.
Zweitens möchte ich hervorheben, dass sowohl bei den Schwärmsporen
den Bewegungen des chlorophyllhaltigen Protoplasmas ganz verschie-
, selbst entgegengesetzte Wirkungen auftreten, je nachdem das einfal-
e Licht schwach oder sehr intensiv ist. Auch dieser Erscheinung wer-
wir später beim Heliotropismus der Sprossaxen und Blätter wieder be-
en. Wir werden sehen, dass viele derartige Organe sich bei schwachem
t auf der Lichtseite concav, bei starkem Licht aber convex krümmen.
Indes komme ich auf diese Thatsachen bei der Darstellung des Helio-
smus wieder zurück.

Anmerkungen zur XXXV. Vorlesung.

Naegeli: »Die Bewegung im Pflanzenreich« in dessen Beiträgen z. wissenschaftl.
ft 2, 1860, pag. 13.

Die Bewegung der Schwärmsporen ist also langsamer als die eines mit Lithium
nen Wassertheilchens, welches bei starker Transpiration im Holz aufsteigt;
. 280.

achs: »Über Emulsionsfiguren und Gruppirung der Schwärmsporen im Wasser«,
, pag. 241.

rasburger: »Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen«, Jena
ahl in Verhandlungen der med.-phys. Ges. Wzbg. 1879.

ss eine Erklärung der amöboiden Bewegung des Protoplasmas und der Cir-
selben in den Zellen nicht gewonnen wird, wenn man der Substanz »Con-
uschreibt, hat schon Hofmeister, Flora 1865, pag. 8 betont. Ich habe gleich-
inem Handbuch der Exp.-Phys. 1865, pag. 454 versucht, an Stelle der
n Vorstellung, die man mit dem Worte Contraktilität verbindet, bestimm-
n zu setzen, die freilich über das Gebiet bloßer Hypothese nicht hinaus-
jedoch durch Besseres noch nicht ersetzt worden sind. Ich führe daher
hier wörtlich an: »Ich stelle mir vor, das lebende Protoplasma bestehe
geformten (nicht runden), nicht imbibitionsfähigen Molekülen; dieselben
r große Anziehung zum Wasser und umgeben sich daher mit verhältniss-
ken Wasserhüllen, so dass die Massenanziehung benachbarter Molecüle,
Entfernung langsamer abnimmt als die Anziehung zum Wasser, einen

nur schwachen Zusammenhalt derselben (eine geringe Cohäsion) bewirken kann. Unter dem Einfluss dieser beiden Kräfte würde sich ein labiles Gleichgewicht aller Moleküle einer Protoplasmamasse herstellen und zugleich würden dieselben für geringe äußere Anstöße verschiebbar sein, das Ganze manche Eigenschaften einer Flüssigkeit zeigen; zugleich wäre so ersichtlich, warum verschiedene und schwache Eingriffe dem Protoplasma so leicht einen Theil seines Wassers rauben und seine Cohäsion verstärken. Es lässt sich nun ferner denken, dass die Moleküle vermöge ihrer gegenseitigen Massenanziehung sich so neben einander zu legen suchen, dass sie einander ihre kleinsten Durchmesser zukehren, weil diese Lage die größte Annäherung ihrer Schwerpunkte gestattet. An diesem Streben werden sie aber zum Theil schon durch die Wasserhüllen verhindert und andrerseits kann man annehmen, dass die Moleküle mit Richtkräften begabt sind, so z. B. dass sie vermöge dieser letzteren einander ihre längsten Durchmesser zuzukehren suchen; man könnte hier immerhin an elektrische Polaritäten in den Molekülen denken. Offenbar würde so durch das Spiel dreier Anziehungen, die von einander in ihren Werthen unabhängig sind, eine Gleichgewichtslage sich herstellen können, bei welcher verhältnissmäßig beträchtliche Quantitäten von Kraft als Spannung vorhanden sind; der unbedeutenste Anstoß könnte hier das Gleichgewicht stören, eine an einem Punkte aufgetretene Störung müsste sich sofort auf die Nachbarmoleküle fortpflanzen, die Bewegung müsste nach uud nach solche Stellen ergreifen, welche immer weiter und weiter vom Anfang der Bewegung entfernt sind. Fragt man nun nach den Anstößen, welche im Stande sind, die Spannkräfte in unserem molekularen System (wenn es sich selbst überlassen im Gleichgewicht ist) auszulösen, so lassen sich deren sehr verschiedene denken: innerhalb des lebenden Protoplasmas sind beständig chemische Vorgänge thätig; dieselben können an einzelnen Stellen die Moleküle chemisch verändern, ihre Wasseranziehung, ihre Masse, ihre Polarität verkleinern oder vergrößern; aber auch unabhängig von dem Chemismus werden kleine thermische, elektrische Schwankungen, unmerkliche Erschütterungen bald den einen, bald den andern Theil des Protoplasmas treffen und sein labiles Gleichgewicht stören.«

6) Die für die Theorie des Protoplasmas so überaus wichtige Kenntniss der Plasmodien wurde zuerst von de Bary in seiner ausgezeichneten Abhandlung: »Über die Mycetozoen« in der Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 1857, Bd. 10 und II. Aufl. separat 1864 angebahnt. — Vergl. ferner Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III, pag. 325 und 500 — auch Strasburger, »Studien über Protoplasma«, Jena 1876 — Sachs, Lehrbuch IV. Aufl. pag. 265.

7) Baranetzky: »Influence de la lumière sur les Plasmodia des Myxomycètes«, Mém. de la soc. nat. des scienc. nat. de Cherbourg, Tome XIX, 1876.

8) Über Circulation und Rotation, sowie über alle hier besprochenen Protoplasmabewegungen hat Dr. Klebs in dem biologisch. Centralblatt von Rosenthal 1881, Nro. 16, 17 und 19 die Literatur sorgfältig zusammengestellt.

9) Bot. Zeitung 1863, Beilage, pag. 3 habe ich schon mitgetheilt, dass das Protoplasma auch in Zellen etiolirter Organe z. B. Haare von Cucurbita circulirt; ich benutze sogar mit Vorliebe ganz oder theilweise etiolirte Pflanzen mancher Vortheile wegen zur Demonstration der Protoplasmabewegungen.

10) Ausführliches darüber in meiner Abhandlung: »Über die obere Temperaturgrenze der Vegetation«, Flora 1864, pag. 37. — Velten: »Einwirkung der Temperatur auf Protoplasmabewegung«, Flora 1876, Nro. 12—14.

11) Dehnecke in Flora 1881, Nro. 1 und 2.

12) Stahl: »Über den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung« in bot. Zeitung 1880, pag. 297, wo auch die Literatur dieses Themas ausführlich angegeben ist.

XXXVI. Vorlesung.

e periodischen Bewegungen der Laub- und Blumenblätter (Schlafbewegungen).

Wenn man im Sommer einige Zeit nach Sonnenuntergang in einem rten oder auf einer Wiese das Aussehen der Pflanzen mustert, so fällt es ;, dass die Blattflächen sehr vieler Pflanzen andere Lagen und Stellungen bieten als am Tage. Sehr auffallend ist dies z. B. bei den kleeähnlichen anzen und ebenso bei allen Bäumen und Sträuchern (Robinien, Colutea a.) mit ähnlich organisirten zusammengesetzten Blättern, wo nämlich auf em gemeinschaftlichen Blattstiel drei oder eine größere Zahl von Blättchen geheftet sind. Man findet dann, dass die Blattstiele Nachts mehr auf-rts oder auch mehr abwärts gerichtet, die daran sitzenden Blättchen aber ammengeschlagen sind, während sie am Tage gewöhnlich horizontal gebreitet liegen. Ähnlich machen es auch andere zusammengesetzte tter, besonders auffallend die der sauerkleeartigen Pflanzen, überhaupt diejenigen, sowohl kryptogame als phanerogame Pflanzen, bei denen eigentlichen Spreitentheile der Blätter durch ein besonderes walzen-niges, eigenthümlich organisirtes Stück mit der Sprossaxe oder dem ttstiel verbunden sind. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass derartige nzen auch in Töpfen kultivirt und am Fenster oder in einem Gewächs-s stehend die gleichen Erscheinungen zeigen.

In diesen Fällen nun, bei sämmtlichen Leguminosen und Oxalideen l vielen weniger bekannten Pflanzen sind es immer besondere Organe der Basis des Blattstieles, oder an der Stelle, wo jede einzelne Blatt-eite mit dem Stiel verbunden ist, durch welche die Stellungsverände-g der Blattflächen verursacht wird; denn außer diesen Organen, welche ch ihre auf- und abwärts gehenden Krümmungen die an ihnen sitzenden ile in Bewegung setzen, sind alle übrigen Theile der Blätter: die Blatt-hen sowohl wie die eigentlichen Stiele unbeweglich, d. h. sie werden passiv von den genannten Bewegungsorganen nach aufwärts oder nach värts gerichtet.

Im Allgemeinen besteht die Veränderung darin, dass die am Tage flach gebreiteten Blätter, welche ihre Chlorophyllflächen dem einfallenden

Licht wo möglich rechtwinklig darbieten, Nachts zusammengefaltet sind: mit beginnender Beleuchtung am Morgen krümmen sich die Bewegungsorgane so, dass die an ihnen sitzenden Blattflächen wieder die genannte ausgebreitete Tagesstellung annehmen, während am Abend eine entgegengesetzte Krümmung dieser Organe die Nachtstellung bewirkt. Mat hat diese Erscheinung als das Wachen und Schlafen der Blätter bezeichnet[1]).

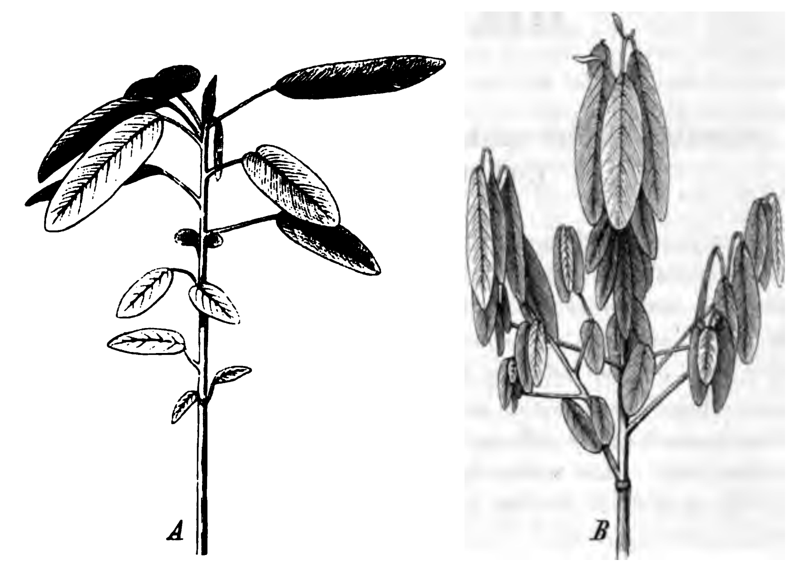


Fig. 364. Desmodium gyrans. *A* Spross während des Tages; *B* Spross mit schlafenden Blättern. Nach Photographien verkleinert (nach DARWIN).

Aber auch die Laubblätter sehr zahlreicher anderer Pflanzen, an denen keine besonderen Bewegungsorgane zu erkennen sind, machen täglich Bewegungen, durch welche Tag- und Nachtstellungen hervorgerufen werden, indem die wachsenden Blattstiele Krümmungen erfahren, durch welche die an ihnen sitzenden Blattspreiten am Tage dem Licht dargeboten, Nachts aber aufwärts oder abwärts gerichtet werden.

Ähnlich verhält es sich mit vielen Blüthen, deren Blumenkronen sich Morgens, seltner Abends öffnen, während sie sich Abends resp. Morgens wieder schließen, wobei im Allgemeinen bestimmte Tagesstunden nicht eingehalten werden.

Dies sind die Erscheinungen, mit denen wir uns nunmehr näher beschäftigen wollen. Ein charakteristischer Zug derselben liegt darin, dass sie mit dem Wechsel von Tag und Nacht wechseln, also Tagesperioden darstellen. Da nun am Morgen, wo die Blätter und Blüthen sich öffnen, die Temperatur und Lufttrockenheit im Allgemeinen zunimmt, am Abend, wo sie sich schließen, die Temperatur sinkt, die Luftfeuchtigkeit also zunimmt, so könnte man im Voraus vermuthen, dass diese Momente für die Schlaf-

wegung und das Erwachen der Blätter und Blüthen von besonderer Be-
utung sein müssten. In der That stellt sich heraus, dass das Öffnen und
hließen mancher Blüthen, wie bei der Tulpe und dem Crocus, von
mperaturveränderungen ganz unmittelbar abhängig sind; auch soll nicht
läugnet werden, dass in den übrigen Fällen Temperatur- und Feuchtig-
itsveränderungen in mehr oder minder untergeordnetem Grade an den
scheinungen mitbetheiligt sind: allein soviel steht fest, dass die tägliche
riodische Bewegung in erster Linie und fast ausschließlich durch die
eränderungen der Lichthelligkeit besonders am Morgen und am Abend
ervorgerufen werden: die Nachtstellung der Blätter und Blüthen ist die
irkung der mit Sonnenuntergang eintretenden Verdunklung, die Tagstel-
ing die Folge der Aufhellung am Morgen. Dass Temperatur und Feuchtig-
eit dabei von ganz untergeordneter, unmerklicher Bedeutung sind, davon
ann man sich durch einen sehr einfachen Versuch überzeugen: hat man
ne kleine Pflanze unserer gewöhnlichen Gartenbohne (Phaseolus) oder des
auerklees (Oxalis) in einem Blumentopf eingewurzelt und am Vormittage
ie Blätter in ausgebreiteter Tagesstellung, so kann man diese Objekte in
n großes mit Wasser gefülltes Glasgefäß vollständig untertauchen. Bleibt
bei die Beleuchtung ungefähr dieselbe, so behalten auch die Blätter ihre
gstellung, obgleich das Wasser, in welches sie eingetaucht worden sind,
ı viele Grade kälter ist als die vorhin sie umgebende Luft, woraus also
gt, dass weder Temperatur- noch Feuchtigkeitsänderung eine merkliche
ränderung in der Tagstellung hervorbringt. Würde man jedoch derartige
rsuchspflanzen, wenn sie ihre Tagstellung haben, gleichgiltig, ob sie in
ier Luft oder unter Wasser sich befinden, plötzlich verdunkeln, etwa
rch Bedeckung mit einem undurchsichtigen Kasten oder Cylinder von
lz oder Pappdeckel, so würde nach einiger Zeit, nach $^1/_2$—1 Stunde die
chtstellung der Blätter eintreten und wenn man dann am Tage wieder
s Licht zutreten lässt, so würden die Blätter abermals ihre gewöhnliche
gstellung einnehmen. Durch so einfache Versuche also kann man sich
ız bestimmt davon überzeugen, dass es sich hierbei um Reizwirkungen
ıdelt, welche durch Beleuchtungswechsel, durch Erhellung und Ver-
nklung hervorgerufen werden.

Mit der Feststellung dieser Thatsache haben wir jedoch erst überhaupt
n Boden gewonnen, auf welchem durch weitere Untersuchung eine tiefere
ısicht in diese Erscheinungen angestrebt werden kann. Bleiben wir
ıstweilen bei den allgemeinsten Verhältnissen, so ist vor Allem hervorzu-
ben, dass es sich betreffs der Organisation hier immer um dorsiventral
ɔaute Organe handelt, wie schon daraus erhellt, dass wir es hier überall
tweder mit echten Blättern oder doch mit metamorphosirten Blattgebilden
thun haben, bei denen der dorsiventrale Bau niemals fehlt, d. h. die für
n Lichtreiz empfänglichen, krümmungsfähigen Theile sind auf der Unter-
te mehr oder weniger anders organisirt als auf der Oberseite. Da nun

aber alle diese Organe, weil es eben Blätter sind, an einer Sprossaxe sitzen und da Ober- und Unterseite der Blätter immer in einer bestimmten Beziehung zu dieser stehen, so ergiebt sich daraus, dass die Auf- und Abwärtskrümmungen der beweglichen Theile innerhalb einer Ebene stattfinden, welche zugleich als eine Längsschnittebene der Sprossaxe zu betrachten ist, d. h. die beweglichen Blattgebilde nähern sich bei ihren Krümmungen entweder dem oberhalb oder dem unterhalb ihres Ursprungs liegenden Theil der Sprossaxe oder indem man den Sprossgipfel als das Centrum betrachtet, kann man sagen, die Bewegungen finden in centripetaler oder centrifugaler Richtung statt; besonders anschaulich gestaltet sich dies bei den Blüthen, die ja auch metamorphosirte Sprosse darstellen, aber mit sehr kurzer Axe: während wir bei den gewöhnlichen Laubblättern eine auf- und abwärts gehende Bewegung unterscheiden, haben wir es dagegen bei den Blüthen mit einer ein- und auswärtsgehenden zu thun. Diese Regel gilt jedoch nur bezüglich der ganzen Blätter; bei zusammengesetzten Blättern bewegen sich die einzelnen Blättchen (foliola) bezüglich der gemeinsamen Mittelrippe auf und abwärts oder sie machen zugleich nach hinten oder vorn gerichtete Drehungen.

Obwohl breitere, dünne und flächenförmige Theile der Blätter von den Schlafbewegungen nicht ganz ausgeschlossen sind, zeigt sich doch, dass in den exquisiteren Fällen, wo Tag- und Nachtstellung mit besonderer Energie wechseln, der Lichtreiz also besonders kräftig einwirkt, die betreffenden Organe oder Theile eine mehr oder weniger walzenförmige Gestalt annehmen, was besonders auffallend an den Bewegungsorganen der Leguminosen und Oxalideen, überhaupt der eigentlich zusammengesetzten Blätter hervortritt. Im Allgemeinen ist ein derartiges Bewegungsorgan ein aus saftigem Parenchym bestehender kurzer oder längerer Cylinder, in dessen Axe ein nicht verholzter, leicht biegsamer Gefäßbündelstrang verläuft. Da nun die Bewegungen dieser Organe in Auf- und Abwärtskrümmungen bestehen, so leuchtet ein, dass bald die obere, bald die untere Seite des saftigen Gewebemantels sich verlängern muss, wobei aber der axile Strang weder eine Verlängerung noch Verkürzung zu erfahren braucht, weil er in der sogenannten neutralen Axe des Bewegungsorganes liegt: es genügt, wenn dieser Strang geschmeidig, nicht starr ist; seine Länge braucht sich bei der Bewegung nicht zu ändern. Wo die Auf- und Abwärtskrümmungen der Laubblätter durch gewöhnliche Blattstiele oder Theile der Blattflächen bewirkt werden, durchziehen freilich Gefäßbündel in gewöhnlicher Form diese Theile; allein auch sie sind reich an saftigem Parenchym und die Bewegung dauert nur so lange, als noch keine Verholzung in den Gefäßbündeln eingetreten ist. Diese Punkte sind betreffs der später genauer zu beschreibenden Mechanik derartiger Bewegungen in erster Linie zu beachten. Bevor wir jedoch auf die Bewegungsmechanik selbst eingehen, ist es nöthig, uns noch näher mit den Bewegungen der Blätter bekannt zu machen.

Unser heutiges Thema sind die sogenannten Schlafbewegungen, welche urch den täglichen Wechsel der Beleuchtung bei Sonnenauf- und -unterıng hervorgerufen werden. Wir werden nun aber gleich sehen, dass schon iese Bewegungen an und für sich aus zweierlei Wirkungen sich combiniren, ämlich aus einer direkten Reizwirkung und aus Nachwirkungen, welche urch die Reizbewegung selbst veranlasst werden. Es war jedoch keines-'egs leicht, diese anscheinend so einfache Thatsache festzustellen, da sich ıit der eigentlichen Tagesperiode andere Bewegungen in der verschiedenten Weise combiniren, mit dieser selbst aber durchaus nichts zu thun aben. Recht lebhaft macht sich dies geltend, wenn man eine derartige flanze z. B. eine Mimose, Bohne, Sauerklee u. dgl. plötzlich vom Licht abchließt; dann tritt zwar sofort eine Schlafbewegung ein, die Blätter nehmen lie Nachtstellung in $^1/_2$—1 Stunde an. Sieht man nun erst am nächsten Iorgen wieder nach, so findet man die Blätter, obgleich sie nun gar nicht 'om Licht getroffen worden sind, doch in ihrer Tagstellung, ihre Flächen usgebreitet, am nächsten Abend aber zusammengefaltet in der Nachstelung. Dies erregt den Anschein, als ob es sich überhaupt gar nicht um inen Lichtreiz handle. Wir haben es hier jedoch nur mit einer Nachwirkung der früheren Lichtreize zu thun, die nach einigen Tagen ebenso in onstanter Finsterniss, wie auch bei constanter Beleuchtung aufhört.

Würde man dagegen zu demselben Versuch unseren Wiesenklee (Trifolium pratense) oder das Trifolium incarnatum, Oxalis acetosella und manche andere derartige Pflanzen benutzen, so würde man dieselben in beständiger Bewegung finden, so dass jedesmal nach Verlauf einiger Stunden eine scheinbare Nacht- und abwechselnd damit eine scheinbare Tagstellung eintritt. In diesem Falle haben wir es jedoch mit einer vom Lichtwechsel unabhängigen, auch nicht als Nachwirkung desselben zu betrachtenden Bewegung zu thun: aus inneren, och unbekannten Veränderungen machen ie Blätter in Zeiträumen von einigen tunden auf- und abwärts gehende Begungen. Da dieselben Blätter jedoch ıch für Lichtreiz empfindlich sind und hte Schlafbewegungen haben, so kommt ıter gewöhnlichen Verhältnissen diese von unabhängige, sogenannte sponne oder autonome Periodicität kaum r Beobachtung, weil eben die Lichtwirng stärker ist als die spontane Beweng. Doch kommt auch der umgekehrte ll vor; in ganz auffallendem Grade z. B. bei einer anderen kleeähnlichen anze, dem Hedysarum gyrans, dessen Blatt hier abgebildet ist: die beiden inen seitlichen Blätter machen hier im Laufe weniger Minuten perio-



Fig. 365. Ein Blatt von Hedysarum gyrans. Natürl. Größe.

dische Schwingungen, gleichgiltig, ob sie beleuchtet oder verdunkelt sind, wenn nur die Temperatur eine beträchtlich hohe, von wenigstens 22° C. ist.

Diese spontan, nicht durch äußere Veränderungen hervorgerufenen Bewegungen müssen also zunächst von den Schlafbewegungen, mit denen sie sich mehr oder weniger combiniren, scharf unterschieden werden, denn es ist eben festzuhalten, dass die Tagesperiode der Schlafbewegung durch Lichtwechsel hervorgerufen wird, ihrer Ursache nach also von den spontanen Bewegungen wesentlich verschieden ist.

Allein wir haben es noch mit anderen Complicationen zu thun, die nicht minder geeignet sind, bei dem Studium der Tagesperiode und ihrer Ursache auf Irrwege zu führen: die fraglichen Blätter oder besser ihre Bewegungsorgane sind nämlich auch heliotropisch, d. h. in einer ganz anderen Weise vom Licht abhängig: bei derjenigen Reizwirkung des Lichts, welche das Wachen und Schlafen hervorruft, liegt die Reizursache in den Schwankungen der Lichtintensität; nicht das Licht als constante Kraft bewirkt diese Bewegungen, sondern die wechselnde Intensität; die Zunahme der Intensität am Morgen bewirkt das Aufwachen, die Ausbreitung der Blätter. die Abnahme des Lichts am Abend die Nachtstellung oder das Schließen. Bei der heliotropischen Krümmung der Bewegungsorgane dagegen ist es der constante Einfluss des Lichts, welcher krümmend einwirkt, geradeso wie bei heliotropischen Stengeln und Wurzeln. Steht eine der genannten Pflanzen lange Zeit ungestört an einem Fenster, so sind alle Blattflächen diesem zugekehrt; dreht man die Pflanze um, so machen die Bewegungsorgane andere Krümmungen, bis abermals die Blattflächen ihre Oberseiten dem Licht zukehren. Die Bewegungen des Wachens und Schlafens finden an solchen heliotropisch gekrümmten Organen ungestört statt. Ein großer Unterschied dieser heliotropischen Krümmungen von den die Schlafbewegung bewirkenden liegt ferner auch darin, dass die Organe nach allen Richtungen hin heliotropische Krümmungen machen können, z. B. auch nach links und rechts, so dass die eine Flanke des Bewegungsorganes convex, die andere concav wird, je nachdem das Licht die eine oder andere Flanke trifft. Dagegen findet die Bewegung des Wachens und Schlafens nur, wie schon erwähnt, in einer Ebene statt, welche das Blatt und Bewegungsorgan symmetrisch theilt, auch handelt es sich hierbei nicht darum, in welcher Richtung die Lichtstrahlen das Bewegungsorgan treffen, sondern nur darum, dass überhaupt Licht vorhanden ist, an Intensität zunimmt oder abnimmt.

Das Gesagte wird hinreichen, die Bewegungen des Wachens und Schlafens von den heliotropischen Krümmungen zu unterscheiden. Um jedoch für jene einen kürzeren Ausdruck zu gewinnen, habe ich schon 1865 vorgeschlagen, diejenigen Lichtwirkungen, welche das Öffnen der Blätter bei steigender Intensität, ihr Schließen bei Verdunklung bewirken, als paratonische Lichtwirkungen zu bezeichnen und zwar deshalb, weil sie nur

ın stattfinden, wenn sich die Blätter in einem normalen Lebenszustand inden, den ich als den Phototonus bezeichne. Werden nämlich derartige tter mehrere Tage lang dem Licht ganz entzogen, so werden sie dunkel-r, d. h. sie sind dann nicht im Stande, durch Lichtwechsel in Bewegung gerathen, dies geschieht vielmehr erst nach länger fortgesetzter Beleuch-g, durch welche der Phototonus wieder hervorgerufen wird. Wir kön-ı also kurz sagen, die Bewegungen des Wachens und Schlafens werden ch paratonische Lichtreize hervorgerufen, wogegen die spontanen Be-gungen derselben Blätter von Lichtreizen überhaupt unabhängig sind, hl aber von dem Vorhandensein des Phototonus; die heliotropischen ımmungen dagegen haben mit dem Phototonus nichts zu thun.

Wollen wir nun endlich die durch paratonische Lichtreize hervor-ufenen Tagesperioden klar herausschälen aus den verschiedenen mit ıen oft combinirten sonstigen Bewegungen derselben Blätter, so muss ich ıließlich noch auf eine, vielleicht die verwirrendste Erscheinung auf sem Gebiet aufmerksam machen: ich habe bisher angenommen, dass die ıchenden, in Tagstellung befindlichen Blätter nur von gewöhnlichem llem Tageslicht getroffen werden oder nur vorübergehend von nicht all-starken direkten Sonnenstrahlen; sind sie jedoch, zumal gegen Mittag, ıer sehr intensiven Insolation ausgesetzt, so schließen sich die Blätter ıd nehmen scheinbar die Nachtstellung an. Wir haben es hier nämlich eder mit der von Stahl charakterisirten Profilstellung zu thun, welche ı in der vorigen Vorlesung betreffs der Chlorophyllkörner schon ausführ-h beschrieben, betreffs der Blätter angedeutet habe. Nicht nur die para-ıisch reizbaren Blätter, sondern auch andere haben diese Eigenthümlich-it, dass sie bei sehr starker Beleuchtung Krümmungen oder Torsionen eiden, durch welche die Blattfläche so gestellt wird, dass die heftigen nnenstrahlen parallel neben ihr hingleiten oder sie doch unter sehr tzem Winkel treffen, wodurch also eine zu starke Einwirkung des inten-en Lichts vermieden wird.

Man wird gern zugeben, dass es nicht ganz leicht war, all' diese ver-ıiedenen Einwirkungen, durch welche die Lagen und Stellungen der ıtter verändert werden können, in ihrer Verschiedenartigkeit zu erken-n, aus einander zu halten, jede einzelne auf ihre Ursachen zurückzu-ıren und schließlich die eigentliche Tagesperiode, die sich mit all' diesen ränderungen combiniren kann, in ihrer Reinheit zu erkennen. Mir ge-ıg es zuerst 1863, die spontan periodischen Bewegungen von den parato-chen zu sondern, den Phototonus und die Dunkelstare zu unterscheiden d Pfeffer hat 1875 zuerst die eigentliche Tagesperiode als eine aus di-ter paratonischer Wirkung und ihren Nachwirkungen combinirte Er-ıeinung nachgewiesen, nachdem schon frühere Beobachter die Thatsache tgestellt hatten, dass die mit Tagesperiode begabten Blätter für bloße rdunklung und Erhellung empfindlich sind.

Wir haben es nunmehr nur noch mit den Bewegungen des eigentlichen Wachens und Schlafens zu thun, die also durch paratonische Lichtreize und deren Nachwirkungen hervorgerufen werden und zwar sollen zunächst diejenigen Blätter betrachtet werden, welche wir in dieser Richtung als die vollkommenst organisirten ansehen dürfen, nämlich die zusammengesetzten Blätter der Leguminosen, Oxalideen und andere diesem Typus sich anschließende. Es wird dann relativ leicht und einfach sein, die entsprechenden Erscheinungen an anderen Blättern, wo besondere Bewegungsorgane nicht ausgebildet sind, und an den Blüthen begreiflich zu machen.

Es kommt zunächst darauf an, dass man sich von den Bewegungsorganen selbst eine klare Vorstellung mache und diese gewinnt man vielleicht nirgends besser als bei unserer gemeinen Gartenbohne (Phaseolus

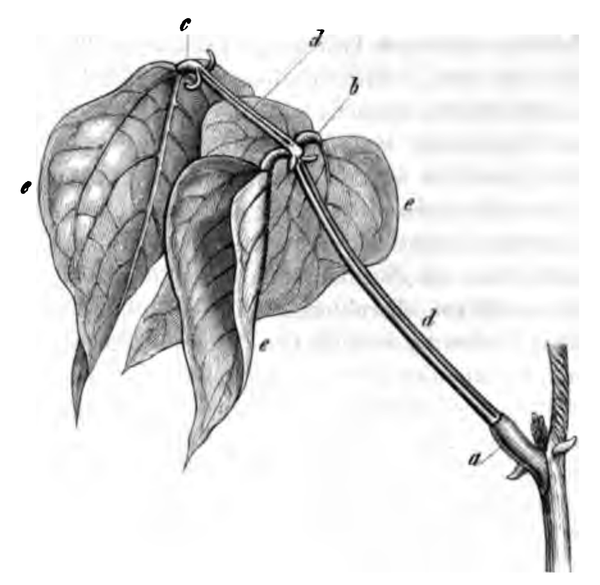
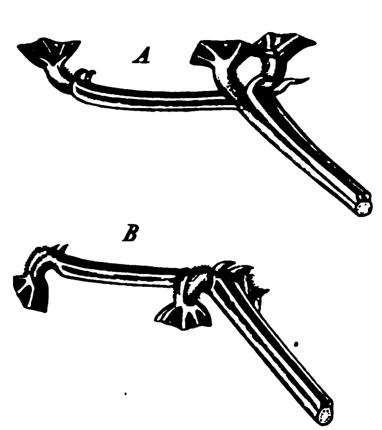
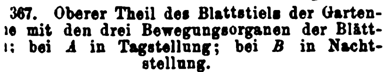


Fig. 366. Blatt der Feuerbohne (Phaseolus multiflorus) in Nachtstellung; *a* das basale große Bewegungsorgan des Blattstiels *dd*; *b c* die kleinen Bewegungsorgane der drei Blättchen (foliola) *e, e, e*.

multiflorus und vulgaris), von welcher Fig. 366 ein einzelnes Blatt in seiner Nachtstellung repräsentirt. Bei *a* ist das Bewegungsorgan des eigentlichen Blattstiels, durch welches derselbe mit dem Stengel verbunden ist, bei *b* und *c* die Bewegungsorgane der einzelnen Blatttheile oder der sogenannten Foliola (Blättchen.). Die Stücke *dd* des Blattstiels sind steif, an und für sich ebenso unbeweglich wie die Spreitentheile der Blättchen *ee*. Es leuchtet ein, dass wenn das Bewegungsorgan *a*, welches sich gegenwärtig in der Nachtstellung befindet, sich an seiner Oberseite ein wenig verlängert, nothwendig eine Abwärtskrümmung desselben eintreten muss, wobei der Stiel *dd* sich natürlich senkt; erfahren gleichzeitig die Bewegungsorgane *b* und *c* eine kleine Verlängerung auf ihrer Unterseite und dementsprechend eine

wärtskrümmung, so heben sich die einzelnen Blattflächen *ee* und zwar, len wir annehmen, so, dass sie alle ungefähr in eine und dieselbe Ebene liegen kommen; in diesem Falle hat dann das Blatt die Tagstellung und, dies gleich hinzuzufügen, die hier gedachte Veränderung wird durch zunehmende Beleuchtung am Morgen hervorgerufen; die entgegen- etzte, welche das Blatt wieder in die Schlafstellung zurückführt, durch Abnahme der Lichthelligkeit am Abend. Obgleich für die oberflächliche hrnehmung die Bewegung des Stiels und der Spreitentheile am meisten fällt, ist dieselbe doch nur passiv durch die Krümmungen der Be- gungsorgane *abc* veranlasst und um den wahren Vorgang noch näher zu eichnen, wird Fig. 367 dienen können, wo mit Weglassung der Blatt- eiten nur die drei Bewegungsorgane der Foliola am gemeinsamen Blatt- l dargestellt sind und zwar bei *A* in sehr kräftiger Tagstellung, bei lcher die Blättchen nicht mehr sämmtlich in einer Ebene ausgebreitet, dern mehr aufgerichtet sind; bei *B* haben dieselben Bewegungsorgane e Nachtstellung. Es ist kaum nöthig hinzuzufügen, dass je nach dem Be- chtungswechsel und seinen Nachwirkungen diese Organe alle möglichen gen und Krümmungen, welche zwischen denen von *A* und *B* mitteninne gen, haben können.





367. Oberer Theil des Blattstiels der Garten- e mit den drei Bewegungsorganen der Blätt- : bei *A* in Tagstellung; bei *B* in Nacht- stellung.

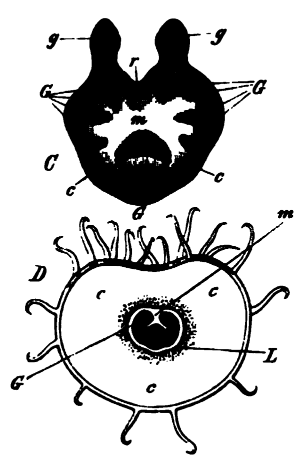


Fig. 368. *C* Querschnitt durch den steifen Theil des Blattstiels der Gartenbohne; *D* Querschnitt durch ein Bewegungsorgan (schwach vergr.)

Die gröberen Verhältnisse des anatomischen Baus werden aus Fig. 368 ellen, wo *C* einen Querschnitt durch den steifen Theil des Blattstieles ost darstellt; wie in den meisten anderen steifen, oben mit einer Rinne sehenen Blattstielen, verläuft eine Anzahl von Gefäßbündeln *G*, die un- ähr im Kreise geordnet sind, und außerdem zwei dünnere *g* in den Rän- n der Rinne; das übrige Gewebe ist grüne Rinde *c* und saftiges Mark *m*. z anders erscheint der Querschnitt *D* des Bewegungsorgans, obgleich

dasselbe im Grunde weiter nichts ist als ein modificirter Theil des Blattstieles selbst. Die Rinde *c* ist hier viel stärker entwickelt, sie besteht aus sehr saftiger, stark turgescirender Parenchymmasse, welche auf der Unterseite ein wenig dicker als auf der Oberseite ist, sonst aber irgend erhebliche Differenzen auf beiden Seiten nicht erkennen lässt; es ist wichtig, diesen Punkt zu betonen, denn in diesem Gewebe haben wir die aktiv bewegliche Substanz des Organs vor uns und wir werden nachher sehen, dass die Bewegungen, die Krümmungen des letzteren wesentlich nur auf einer verschiedenen Reaktionsfähigkeit der oberen und unteren Parenchymmasse *cc* gegen Lichtänderungen beruhen. Es handelt sich also auch hier wieder nicht um sichtbare Organisationsverhältnisse, aus denen sich die Reizbarkeit erklärt, sondern um die unsichtbare Molekularstruktur, wobei jedoch keineswegs zu vergessen ist, dass bei der Beurtheilung der Mechanik der Bewegungen selbst auch die gröberen Strukturverhältnisse zu beachten sind. — In der Mitte dieses aktiven parenchymatischen Gewebekörpers verläuft ein Strang *G*, dem man es bei stärkerer Vergrößerung sofort ansieht, dass er aus einer größeren Zahl von verschmolzenen Gefäßbündeln besteht: man hat sich zu denken, dass die in der Fig. *C* mit *G* und *g* bezeichneten Stränge hier dicht neben einander gelagert sind, wobei sie oben eine mit dem Mark *m* ausgefüllte Rinne bilden. Betreffs der feineren anatomischen Struktur des Bewegungsorgans kann auf die weiter unten folgende Fig. 371, welche den Querschnitt des Bewegungsorgans von Oxalis darstellt, verwiesen werden, da die Verhältnisse in beiden Fällen ziemlich übereinstimmen. — Die Epidermis des Bewegungsorgans ist verhältnissmäßig unbedeutend und nicht stark cuticularisirt, dafür aber mit Haaren besetzt, die uns jedoch nicht weiter interessiren.

Eine für unseren Zweck wichtige Eigenschaft des Bewegungsorgans der Bohne, die auch bei allen anderen derartigen Bewegungsorganen wiederkehrt, liegt in der Gewebespannung; denn im Grunde sind die Bewegungen derselben nichts anderes als Veränderungen der Gewebespannung im Ganzen und ihrer relativen Größe auf der Ober- und Unterseite des Organs. Dabei fällt nun vor Allem die außerordentliche Größe dieser Spannung auf, die einerseits auf der starken Turgescenz des reizbaren Parenchyms, andererseits auf der Zähigkeit und Elasticität des nicht verholzten Stranges beruht: durch jene sucht sich der dicke parenchymatische Mantel mit Gewalt auszudehnen, woran er durch diesen gehindert wird. Die leicht ersichtliche Folge ist nach den in der XIII. Vorlesung gegebenen Erklärungen die, dass das ganze Bewegungsorgan, obgleich aus lauter saftigem Gewebe bestehend, doch einen sehr hohen Grad von Steifheit besitzt, der auch durchaus nothwendig ist, damit es das Gewicht des Blattstieles und der Blätter, deren Drehungspunkt gerade in dieses Organ fällt, tragen kann. Würde das Organ durch Abnahme der Turgescenz im Parenchym erschlaffen, so würde es seine Steifheit zum Theil verlieren und durch das Gewicht des daran

ängenden Blattes abwärts gezogen werden; mit den Veränderungen, welche
urch den Beleuchtungswechsel in dem Parenchym hervorgerufen werden,
nd in der That Veränderungen der Turgescenz verbunden.

Da es schlechterdings unmöglich ist, eine klare Vorstellung von den
ier betrachteten Thatsachen zu gewinnen, wenn man diese Punkte nicht
n Auge behält, so versuche ich es, die genannten Eigenschaften des Be-
egungsorgans noch durch Fig. 369 weiter zu erläutern. *A* stellt einen
ängsschnitt oder besser eine Längsplatte des oben und unten quer abge-
chnittenen Organs dar. Man bemerkt, wie sich die beiden Hälften *s s* des
arenchyms schwellend nach oben und unten vorwölben, weil für sie der
xile Strang *g* zu kurz ist. In *B* wurde durch einen Längsschnittt die rechte
älfte des schwellenden Parenchyms *s* von dem axilen Strang abgetrennt
nd sofort krümmte sie sich in der Weise, wie es bei *s* auf der rechten
eite zu sehen ist. Durch einen zweiten Schnitt wurde die linke Hälfte des
chwellgewebes zuerst halbirt und dann der innere Theil von dem Strang
bgetrennt. Dieser bog sich concav gegen den Strang, die äußere Hälfte
ber concav nach außen. Aus *B* erhellt also, dass in dem Parenchymmantel

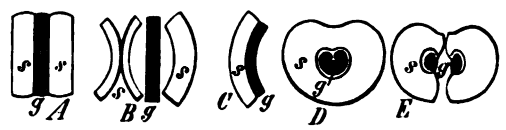


Fig. 369. Quer- und Längsplatten aus dem Bewegungsorgan des Bohnenblattes, im Wasser liegend, um ihre Turgescenzänderungen zu zeigen.

les Organs die äußeren Schichten gegen die inneren ebenfalls gespannt
ind, aber so, dass die ganze Gewebemasse doch auf der Außenseite convex
u werden sucht. Diese Art der Spannung leuchtet noch weiter durch *C*
in, wo nur die eine Seite des Schwellgewebes vom Strang abgetrennt ist,
er letztere wird nun durch das Ausdehnungsstreben von *s* selbst ge-
rümmt; wäre die rechte Seite des Parenchyms von *C* nicht weggeschnitten
orden, sondern hätte sie nur einen Theil ihrer Turgescenz verloren, dann
ürde das Organ eine ähnliche Krümmung wie in *C* machen müssen. —
lit den so versinnlichten longitudinalen Spannungen ist nun auch die ent-
prechende Querspannung verbunden, wie aus *D* und *E* sofort einleuchtet.
ist eine Querplatte des Organs, die in *E* durch einen Längsschnitt in zwei
älften getheilt wurde; man bemerkt in *E*, wie die Gewebemasse *s* an bei-
len Hälften sich über den Strang hervorwölbt. — Führt man die Beobach-
ungen in der hier versinnlichten Weise aus, so müssen die aus dem Organ
erausgeschnittenen Theile in etwas Wasser auf einer Glasplatte liegen, um
hr Austrocknen zu vermeiden, denn dieses würde die Turgescenz und Ge-
vebespannung vernichten. Dass aber die erläuterten Verhältnisse im
ebendigen Organ ganz ebenso vorhanden sind, erkennt man sofort, wenn
an geeignete Schnitte an einem solchen noch am Stamm sitzenden Organ
usführt.

Es wird gewiss nicht überflüssig sein, die entsprechenden Organisationsverhältnisse auch noch bei Oxalis klarzulegen. Fig. 370 zeigt ein

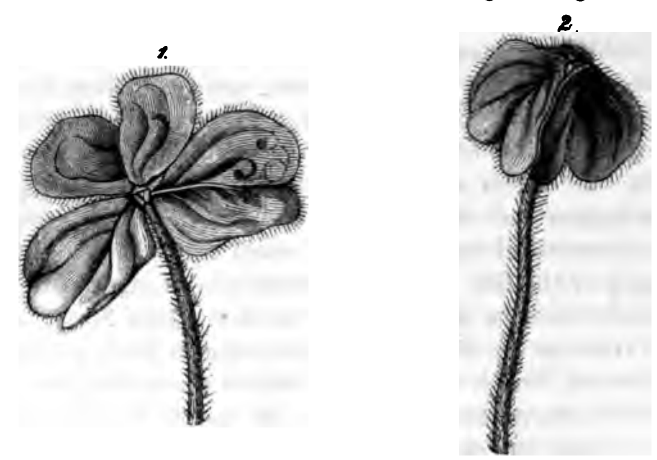


Fig. 370. Blatt des Sauerklees (Oxalis carnea). 1. in der Tagstellung, 2. in der Nachtstellung.

Blatt bei 1 in der Tagstellung seiner drei Theilblättchen, bei 2 in der Nachtstellung derselben. Eine weitere Beschreibung beider dürfte überflüssig sein. Man bemerkt aber, dass die Bewegungsorgane, mit denen die drei

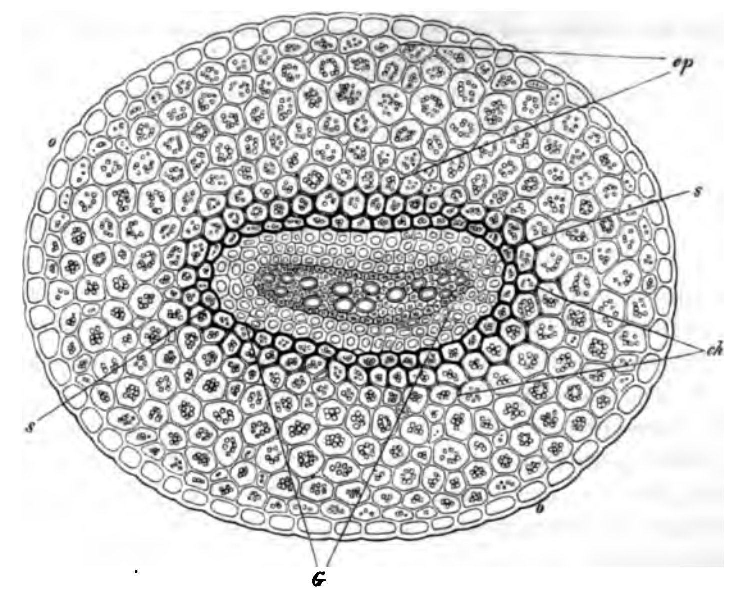


Fig. 371. Querschnitt des Bewegungsorganes eines Blättchens von Oxalis carnea.

einzelnen Blättchen am Gipfel des Blattstiels befestigt sind, in diesem Falle sehr klein und sogar mehr breit als lang sind. Der Querschnitt eines solchen Organs ist in Fig. 371 ziemlich stark vergrößert dargestellt: innerhalb

er Epidermis *o* liegt auch hier eine verhältnissmäßig dicke parenchyma- sche Gewebemasse, welche nur zwischen ihren innersten Schichten *ch* eutliche Intercellularräume besitzt; innerhalb ihrer Zellen sind Chloro- yllkörner ähnlich wie auch im Schwellgewebe der Bohne und in anderen illen der Art vorhanden. Innerhalb der Gefäßbündelscheide *s* liegt der ile Strang *G*, der auch hier als eine Vereinigung zahlreicher, im Blattstiel id in den Blattflächen getrennt verlaufender Gefäßbündel zu betrachten t; auch hier besteht dieser Strang aus zwar dickwandigem, sehr festem, er keineswegs verholztem Gewebe, denn es kommt darauf an, dass er bei oßer Elasticität doch in hohem Grade biegungsfähig bleibe, da er genöthigt t, sowohl nach der Oberseite wie nach der Unterseite hin je nach der Be- uchtung sehr starke Krümmungen zu machen, wenn entweder die Unter- eite oder die Oberseite des schwellenden Parenchyms sich kräftig ausdehnt.

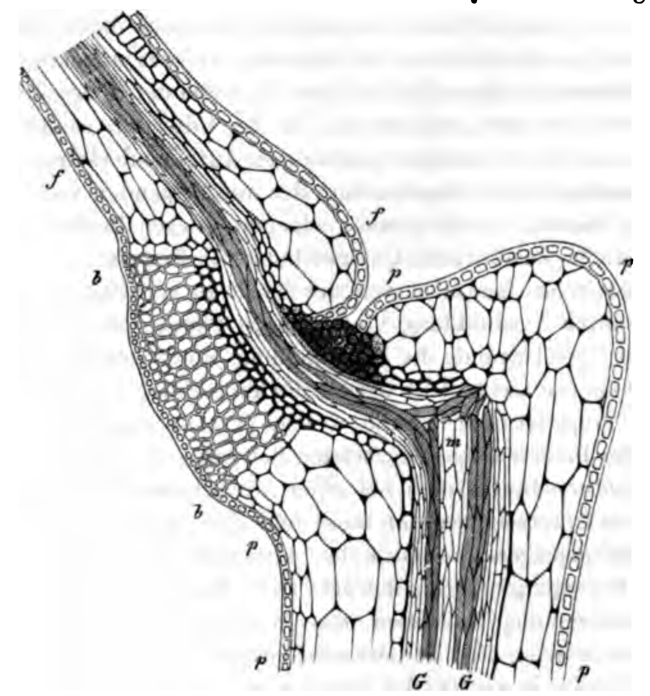


Fig. 372. Längsschnitt durch das Bewegungsorgan *b b b* eines Blättchens von Oxalis carnea.

Eine ungefähre, wenn auch nicht genaue Vorstellung von den Dimen- onsänderungen dieses Parenchyms bei wechselnder Tag- und Nachtstel- ung mag unsere Fig. 372 geben. Sie stellt einen Längsschnitt durch den bersten Theil des gemeinschaftlichen Blattstieles dar, an welchem links nes der drei Bewegungsorgane mit dem Mittelnerven *ff* des betreffenden lättchens sitzt. Innerhalb der Epidermis *p* besteht das Parenchym des lattstieles sowohl wie des Mittelnerven aus großen dünnwandigen Zellen; ı der Mitte steigen die Gefäßbündel *G G* im Blattstiel empor und lassen das

Mark *m* zwischen sich; sobald sie jedoch in das Bewegungsorgan eintreten, schließen sie zu einem axilen Strang ohne Mark zusammen, um nachher in die Spreite des Blättchens eintretend den Mittelnerven mit seinen Seitennerven zu bilden. Bei der Herstellung dieses Präparates wurde nun darauf Bedacht genommen, den Schnitt an der Unterseite des Bewegungsorgans bei *bb* etwas dicker zu machen als auf der Oberseite, wo die Platte sehr dünn ist. Dadurch wurde nun an dem Präparat (in Wasser liegend) die Turgescenz und das Ausdehnungsstreben der Unterseite verstärkt, auf der Oberseite vermindert: ähnlich wie wenn das Organ sich in der Tagstellung befände, hat es sich daher aufwärts gekrümmt, die stärkere Unterseite *bb* drückt den axilen Strang durch ihr Ausdehnungsstreben concav nach oben und der Druck ist zugleich so stark, dass dabei das Schwellgewebe der Oberseite, wie man sieht, sehr stark zusammengedrückt wird. Macht man den Schnitt so, dass das Schwellgewebe der Oberseite dicker bleibt als das der Unterseite, so gewinnt man ein Präparat, welches ungefähr die Nachtstellung repräsentirt; dann ist das Schwellgewebe der Oberseite, wenn das Präparat in Wasser liegt, ausgebreitet, das der Unterseite comprimirt.

Ich glaube diese ziemlich weitläufigen Auseinandersetzungen werden den Leser genügend zum Verständniss des nun Folgenden vorbereiten. Ich stütze mich hierbei neben meinen eigenen älteren Beobachtungen vorwiegend auf eine ausführliche Untersuchung von PFEFFER.

Gehen wir also zunächst von der leicht zu constatirenden Thatsache aus, dass durch Verdunklung einer ganzen Pflanze oder auch nur eines Blattes nach $^1/_2$—1 Stunde die Nachtstellung, und wenn diese eingetreten ist, durch späteren Lichtzutritt wieder die Tagstellung hervorgerufen wird. Die nächste Frage ist natürlich die, welche Veränderungen in dem Schwellgewebe diese beiden entgegengesetzten Bewegungen hervorrufen. Jedenfalls ist sofort ersichtlich, dass bei einer Abwärtskrümmung die Oberseite länger als die Unterseite werden muss und dass bei einer Aufwärtskrümmung das Entgegengesetzte stattfindet. Vorausgesetzt, dass man ein ausgewachsenes Bewegungsorgan in Betracht zieht, lässt sich nun durch Beobachtung und Berechnung feststellen, dass auch nach zahlreichen Auf- und Abwärtskrümmungen eine bleibende Verlängerung des ganzen Organs oder was dasselbe bedeutet, des axilen Stranges nicht erfolgt. Daraus ist nun der Schluss abzuleiten, dass, wenn eine Seite des Organs convex, d. h. länger als die andere geworden ist und bei der entgegengesetzten Krümmung wieder relativ kürzer wird, eine entsprechende Vermehrung oder Verminderung des Wassers in der betreffenden Organhälfte stattgefunden haben muss, weil eine andere Veränderung überhaupt nicht denkbar ist. Einstweilen lassen wir die Frage außer Acht, wie das zugeht, sondern benutzen diese Folgerung nur, um einen Ausdruck für die Mechanik der Bewegung selbst zu gewinnen, denn wir können jetzt sagen, bei eintretender Verdunkelung wird zunächst die convex werdende Seite des Organs

wasserreicher, d. h. ihre Turgescenz und ihr Volumen nimmt zu und wird größer als auf der andern Seite. Dies wird durch die Veränderung der Lichtintensität hervorgerufen. Dabei ist jedoch noch ein sehr wichtiger Punkt zu beachten, dass nämlich bei Verdunklung eine Zunahme der Steifheit des ganzen Organs, also eine Vermehrung seines Wassergehaltes, bei Beleuchtung eine Verminderung des Expansionsstrebens im Parenchym, also eine Abnahme des Wassergehaltes und der Steifheit im ganzen Organ stattfindet: in der Nachtstellung ist das ganze Organ straffer als in der Tagstellung, wie von Bruecke und später von Pfeffer genau festgestellt wurde. Außerdem hat aber Millardet gezeigt und wurde von Pfeffer bestätigt, dass bei Verdunklung gleichzeitig in der Ober- und Unterhälfte des Organs Steigerung der Turgescenz und ebenso bei Beleuchtung in beiden gleichzeitig Verminderung der Steifheit eintritt; allein diese Veränderungen treten zwar gleichzeitig, aber nicht mit gleicher Schnelligkeit in beiden Organseiten auf: diejenige Seite, in welcher die Turgescenzsteigerung rascher erfolgt, wird also zuerst convex und durch ihre Ausdehnung wird die andere Seite passiv zusammengedrückt; unterdessen aber tritt dieselbe Veränderung, wenn auch langsam in der nunmehr concaven anderen Hälfte ein, diese beginnt sich auszudehnen und drückt nunmehr das Organ nach der anderen Seite hinüber. Dieser Vorgang beansprucht mehrere bis 12 Stunden. Dann aber beginnt nach Pfeffer's Darstellung die umgekehrte Veränderung von selbst: die zuletzt concav gewordene Seite des Organs wird abermals convex und auch dieser Vorgang schlägt in den entgegengesetzten um und dies geht so oft, indem die Bewegungen immer geringer werden, bis nach einigen Tagen Stillstand eintritt.

Dieses Resultat, d. h. diese langdauernde Nachwirkung, kommt jedoch in reiner Form nur dann zu Stande, wenn die Pflanze, nachdem sie dem normalen Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzt war und ihre Nachtstellung angenommen hat, dann tagelang in einem dunklen Raum verweilt oder wenn sie bei normaler Vegetation ihre Tagstellung besitzt und nun tagelang constant beleuchtet wird. In beiden Fällen erlischt die pendelartig hin- und hergehende Nachwirkung, jedoch mit verschiedenem Schlusseffekt; bleibt die Pflanze nämlich in constanter Finsterniss solange, bis die Nachwirkung aufhört, so ist sie dann dunkelstarr, auch für plötzliche starke Aufhellung nicht mehr empfindlich, jedoch kann sie durch dauernde Beleuchtung wieder in den Phototonus zurückkehren; hat dagegen die Bewegung bei constanter Beleuchtung aufgehört, so sind die Bewegungsorgane für eine nun folgende Verdunkelung sofort reizbar und nehmen Nachtstellung an.

Aus dem hier geschilderten Verhalten, wie es von Pfeffer zuerst dargestellt worden ist, entsteht nun die gewöhnliche Tagesperiode, das Schlafen und Wachen, indem sich die täglich wiederkehrenden Lichtschwankungen

mit den Nachwirkungen combiniren, d. h. wenn die Blätter am Abend ihre Nachtstellung angenommen haben, so erfolgt als Gegenwirkung noch innerhalb der Nachtdunkelheit die Tendenz, die Tagstellung anzunehmen. Trifft nun am Morgen das Licht ein solches Blatt, so bewirkt auch dieses das Streben zur Tagstellung: Nachwirkung und direkter Lichteinfluss combiniren sich also, und da in Folge derjenigen Veränderungen in den Organen, welche die Tagstellung bewirkt haben, nunmehr wieder die Tendenz von selbst eintritt, die Nachtstellung zu gewinnen, so wird dieselbe durch die am Abend eintretende Verdunklung unterstützt. Es leuchtet ein, dass die periodischen Schwankungen, welche durch die Nachwirkung veranlasst sind, nicht immer genau mit dem täglichen Wechsel der Helligkeit zusammenzufallen brauchen und dass sich daraus mancherlei Verschiedenheiten in den combinirten Wirkungen ergeben müssen.

Damit ist nun in der Hauptsache die Theorie des Schlafens und Wachens der periodisch beweglichen Blätter mit besonderen Bewegungsorganen hingestellt. Ich will noch hinzufügen, dass Pfeffer durch scharfsinnige Untersuchungen auch die Größe der Kraftänderung in den Bewegungsorganen gemessen hat: bei der gemeinen Gartenbohne z. B. kann die abendliche Zunahme der Expansionskraft in der oberen Organhälfte einem Druck von fünf Atmosphären entsprechen, so dass dann die gesammte Ausdehnungskraft mehr als einen Druck von sieben Atmosphären beträgt, d. h. wenn wir uns denken, der Querschnitt des Bewegungsorgans wäre 1 Quadratcentimeter groß, so würde auf ihm der Druck von mehr als 7 Kilogramm lasten; freilich ist der Querschnitt solcher Organe gewöhnlich nur circa 1 Quadratmillimeter, für welchen der angegebene Druck natürlich nur den hundersten Theil betragen würde.

Gewiss wird es dem Leser erwünscht sein, die vorhin abstrakt ausgesprochenen Sätze der Theorie an einigen Beispielen anschaulicher vor sich zu haben. Ich will daher zunächst eine Beobachtungsreihe, die ich mit Acacia lophantha anstellte, vorführen.

»Am 20. April 1863 wurde eine junge, mit neun schönen und sehr gesund aussehenden Blättern versehene Acacia lophantha in einen Holzschrank gestellt, in welchem auch das Thermometer dicht neben der Pflanze hing.

Die Beobachtungen wurden hier stündlich gemacht, ich nehme aber in die Tabelle, um sie nicht übermäßig lang zu machen, nur diejenigen Beobachtungen auf, wo sich irgend eine Änderung zeigte; wo in der Tabelle 4—10 Stunden übersprungen sind, bedeutet dies soviel, dass in dieser Zeit keine merkliche Änderung eintrat.

April 1863	Stunde	° C.	Acacia lophantha im Finstern
20.	9 Abd.	17,5	Nachtstellung.
21.	6 Mrg.	17,5	Blättchen auf 90° geöffnet.
	8 -	17,5	mehr geöffnet.
	12 Mttg.	18,0	Blättchen auf 180° geöffnet.
	6 Abd.	17,5	Blättchen ca. 60—70° geöffnet.
	9 -	17,0	die älteren halb offen, die jüngeren ganz geschlossen.
22.	6 Mrg.	17,0	Blättchen ca. 180° geöffnet, Seitenstiele unregelmäßig abwärts.
	8 -	17,8	Blättchen ca. 180° geöffnet, secundäre Stiele unregelmäßig.
	12 Mttg.	18,0	ebenso.
	4 Abd.	18,7	Blättchen beginnen sich zu schließen.
	9 -	18,0	untere Blätter offen, obere halb offen.
23.	7 Mrg.	17,7	alle Blättter regelmäßig plan ausgebreitet.
	12 Mttg.	16,2	ebenso.
	10 Abd.	16,2	ebenso.
24.	6 Mrg.	15,6	ebenso, die inneren nicht ganz plan.
	12 Mttg.	16,2	sämmtliche Blätter ganz offen (180°).
	10 Abd.	15,6	ebenso, obere Blätter unregelmäßig.
25.	6 Mrg.	15,0	sämmtlich offen, plan ausgebreitet.

Die Pflanze hatte also seit 48 Stunden ihre periodische Bewegung bis auf geringe Spuren eingestellt. Sie wurde nach der letzten Beobachtung an das Fenster gebracht, wo sie bei trübem Himmel binnen 2 Stunden ihre Blättchen stark abwärts stellte (Öffnungswinkel weit über 180°), dann traten auch geringe Stellungsveränderungen an den secundären Stielen ein. Um 12 Uhr Mittag wurde diese dunkelstarre und eine im normalen Zustand befindliche Acacia in das Finstere gestellt: jene veränderte ihre Blattstellung nicht, die Blättchen blieben offen, die andere dagegen nahm binnen 1 Stunde tiefste Nachtstellung an. Alsdann wurden beide an das Fenster gestellt, wo die dunkelstarre Pflanze ihre Blattlage ebenfalls unverändert beibehielt, die normale Pflanze ihre vorhin geschlossenen Blätter in einer Stunde bei trübem Himmel wieder öffnete. Am Abend dieses Tages blieben (um 5 Uhr) die unteren 6 Blätter noch starr offen, die oberen (8 und 9) schlossen sich; am nächsten Tage kehrte die periodische Bewegung vollständig wieder. Die Pflanze hatte keinen Schaden genommen, sie vegetirt jetzt noch kräftig fort.«

Im Jahre 1870 hatte schon Paul Bert, wie es bereits am Anfang unseres Jahrhunderts Pyram de Candolle gethan, Mimosen einer continuirlichen Beleuchtung mit Lampen während der Nacht, mit gewöhnlichem Tageslicht während des Tages ausgesetzt und gefunden, dass sich die Bewegungsweite der Hauptblattstiele allmählich verringerte, dann aber unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels wieder auf die ursprüngliche Größe zurückkehrte. Ausführlicher wurde auch die Wirkung beständiger Beleuchtung von Pfeffer untersucht, der zu diesem Zweck zwei Gaslampen mit Argand-schen Brennern benutzte, welche jedoch ebenfalls nur zur Beleuchtung während der Nacht benutzt wurden, Tags über waren die Pflanzen diffusem

hellem Tageslicht ausgesetzt. Über einen mit Acacia lophantha in dieser Art angestellten Versuch spricht sich PFEFFER folgendermaßen aus:

»Bei continuirlicher Beleuchtung vermindert sich die Amplitude der täglichen periodischen Bewegungen allmählich und wenn den Versuchsobjekten keine autonomen Bewegungen zukommen, werden die Blätter endlich bewegungslos, sind aber dabei vollkommen paratonisch empfindlich. In einem mit Acacia lophantha angestellten Versuch wurde eine kleine, 4 Blätter tragende Topfpflanze am 13. Juni 1873 an diffusem Licht gehalten und Abends erleuchtet. An diesem Tage schlossen sich die Blättchen vollkommen, am folgenden fast ganz, am 15. Juni war die Bewegungsamplitude jedes Blättchens etwa 70°, am 16. Juni 15—35°, am 17. Juni 5—20° und als dann am 19. Juni Helligkeitsschwankungen so viel als möglich vermieden wurden, war die Amplitude jedenfalls geringer als 5°. Die periodischen Bewegungen hatten also faktisch aufgehört, die Blättchen waren dabei an älteren Blättern beinahe plan ausgebreitet, an den jüngeren Blättern bis zu 130° gegen einander geneigt.«

Die am Licht bewegungslos gewordenen Pflanzen sind für Verdunklung ebenso empfindlich wie Pflanzen, welche in gewöhnlicher Weise dem täglichen Beleuchtungswechsel unterworfen sind.

»An den Blättern der oben genannten Pflanzen, fährt er fort, kann man mit Sicherheit keine autonomen Bewegungen nachweisen, wo aber solche vorhanden sind, da dauern sie auch bei continuirlicher Beleuchtung fort und verlieren augenscheinlich nicht an Amplitude. Sehr ansehnlich sind die autonomen Bewegungen der Blättchen von Trifolium pratense, wo das Endblatt eine Bewegung von 30—120 Grad im Laufe von $1\frac{1}{2}$—4 Stunden ausführen kann. Als eine solche, zuvor am Tageswechsel gehaltene Pflanze, Abends erleuchtet und fernerhin continuirlich am Licht gehalten wurde, war schon am folgenden Abend eine der Tagesperiode entsprechende Schließungsbewegung nicht mehr zu erkennen, offenbar weil diese durch die autonomen Bewegungen verdeckt wurde, welche mit einer Amplitude bis zu 100 Grad und in einem Rhythmus von ungefähr 2 Stunden vor sich gingen. Diese autonomen Bewegungen dauerten auch unverändert fort, während die Pflanze noch weitere zwei Tage stetig erleuchtet wurde. Autonome Bewegungen von geringer Amplitude und kurzer Dauer kommen dem Hauptblatt von Hedysarum gyrans zu, an dem zuweilen eine Schwingungsweite von nur 8 Grad bei einer Zeitdauer von 10 bis 30 Secunden beobachtet wird. Unterwirft man diese Pflanze, in der eben für Trifolium angegebenen Weise, künstlicher Beleuchtung, so kann man am Abend des folgenden Tages die der Nachwirkung der Tagesperiode entsprechende Senkung noch deutlich erkennen, während dabei die autonomen Bewegungen stetig fortdauern. Die Unabhängigkeit dieser von den täglichen periodischen Bewegungen springt hier besonders klar in die Augen, ebenso auch, wenn unsere Pflanze im Finstern gehalten wird, wo sich ein gleiches Ver-

halten, wie bei continuirlicher Beleuchtung ergiebt. Dieses gilt auch für Trifolium pratense, d. h. es ist schon am ersten Tage des Aufenthaltes im Dunkeln die Tagesperiode, der großen Amplitude der autonomen Bewegungen halber, nicht mehr zu erkennen«.

Dem früher von mir aufgestellten Satz entsprechend, dass Bewegungen, welche im Pflanzenreich durch Licht hervorgerufen werden, von den stark brechbaren Strahlen oder den sogenannten chemischen abhängen, findet man auch, dass die paratonische Lichtreizung der periodisch beweglichen Blätter durch die blaue Hälfte des Spektrums veranlasst wird. Ich constatirte schon 1857 bei den Blättern der Bohne und des Sauerklees, wenn dieselben ihre Tagstellung inne hatten, dass dann die Bedeckung mit einer dunkelblauen Glasglocke, welche alles gelbe, grüne und orange Licht ausschließt, in der Stellung der Blätter keinerlei Änderung hervorruft, obwohl für unsere Gesichtsempfindung eine starke Verdunklung damit verbunden ist, die Pflanze empfindet das aber nicht als Dunkelheit, sondern als volles Licht. Bedeckt man die Pflanze oder ein einzelnes Blatt jedoch mit einer Glocke von Rubinglas, welches nur rothes und eine Spur von grünem Licht durchlässt, dann ist die Wirkung geradeso als ob man einen undurchsichtigen Recipienten benutzt hätte: das Blatt nimmt nach kurzer Zeit seine Nachtstellung an, es empfindet also das rothe Licht wie Dunkelheit. Nach dem oben Gesagten würde man sich aber täuschen, wenn man etwa vermuthete, dass nur die mit dem blauen Kobaltglas bedeckte Pflanze am nächsten Morgen wieder erwachen werde; vielmehr thut es auch die unter dem Rubinglas, denn wir wissen ja, dass sie es auch dann thun würde, wenn sie in tiefer Finsterniss verbliebe.

Legen wir uns schließlich die Frage vor, worin nun eigentlich die erste Wirkung des Reizes bestehen mag, den eine Veränderung der Lichtintensität bewirkt, so müssen wir uns dabei zunächst an die schon vorhin angedeutete, aus den Thatsachen unmittelbar hervorgehende Folgerung halten, dass es sich um Turgescenzänderungen in den beiden Gewebehälften eines Bewegungsorgans handelt und dass diese unter den obwaltenden Umständen eben nur auf Zu- und Abfluss von Wasser beruhen können; Verdunklung bewirkt also einen verstärkten Zufluss von Wasser in das ganze Bewegungsorgan, jedoch rascher in der einen Hälfte als in der anderen; Helligkeitszunahme des Lichts dagegen muss Abfluss von Wasser aus dem gesammten Organ, weil es schlaffer wird, bewirken und zwar auch wieder in der einen Hälfte rascher als in der anderen. Dieses Wasser aber ist innerhalb der Zellen, umschlossen von Protoplasma und Zellwänden, zum Theil aber auch in dem Protoplasma oder in den Zellwänden selbst als Imbibitionswasser vorhanden. Es bieten sich also zwei Möglichkeiten dar: entweder wirkt das Licht auf die Imbibitionskräfte der Zellwand, dieselben durch Verdunklung steigernd, durch Erhellung vermindernd oder aber der Lichtwechsel wirkt unmittelbar auf die Eigenschaften des Protoplasmas

selbst ein und bringt in diesem Veränderungen hervor, durch welche die Turgescenz gesteigert oder vermindert werden kann. Für die erste dieser Annahmen fehlt es an jeder sicheren Analogie und eine genauere Überlegung führt nur zu neuen Schwierigkeiten. Dagegen werde ich in der nächsten Vorlesung zeigen, dass wir gewisse Reizerscheinungen der Mimosen u. a. Organe soweit analysiren können, um zu sagen, der Reiz bewirke zunächst eine Veränderung in der Molekularstruktur des Protoplasmas, welches dadurch filtrationsfähiger wird, d. h. Wasser austreten lässt, wobei dieses auch durch die Zellwand hindurchdringt[1]) und dass demzufolge die Zelle kleiner wird. Auf diese Weise werden durch bloße Erschütterung an den ebenfalls beweglichen Organen der Mimosenblätter und in anderen Fällen Krümmungen der Organe bewirkt, die den hier betrachteten durchaus ähnlich sind. Gestützt auf diese Analogie ist es nun wahrscheinlich, dass wir uns für die zweite vorhin genannte Alternative entscheiden dürfen: wir können als wahrscheinlich annehmen, dass eine Steigerung der Lichtintensität das Protoplasma in den Zellen der periodisch beweglichen Organe ein wenig filtrationsfähiger macht, so dass bei dem ohnehin sehr hohen Druck des Zellsafts auf die Wand ein kleines Quantum Wasser ausfiltrirt und in die benachbarten Theile des Stammes oder Blattstieles eintritt, wogegen bei Verdunklung die Filtrationsfähigkeit des Protoplasmas sich steigert, wodurch eine größere Turgescenz und Ausdehnung der Zellen möglich wird.

Das ist freilich einstweilen nur ein auf Analogien gegründeter Schluss, der jedoch durch Alles, was wir sonst über Reizbarkeit im Pflanzenreich, über Turgescenz und die Eigenschaften des Protoplasmas wissen, gestützt zu werden scheint. Jedoch muss ich wegen der näheren Begründung auf die folgende Vorlesung verweisen.

Schließlich, bevor ich von dem täglichen Wachen und Schlafen und den paratonischen Lichtreizbewegungen der bisher betrachteten Blätter Abschied nehme, möchte ich noch auf ein die Mechanik dieser Bewegungen betreffendes Moment kurz aufmerksam machen, welches Pfeffer zuerst hervorgehoben und genau untersucht hat. Wenn bei einem zusammengesetzten Blatt, wie dem der Bohne, an der Basis des Blattstieles ein Bewegungsorgan sitzt, so verändert sich mit den Bewegungen desselben die Größe des Winkels zwischen Blattstiel und Sprossaxe; das ganze Blatt senkt und hebt sich, bei der Bohne z. B. hebt es sich am Abend und senkt es sich am Morgen; am Abend wird der spitze Winkel kleiner, am Morgen größer. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen aber ändert sich auch die Lage der drei Blättchen am anderen Ende des Blattstiels: am Abend krümmen sie sich sämmtlich abwärts, zumal auch das vorderste Blättchen; dadurch wird aber das mechanische Drehungsmoment, mit welchem das Gewicht der Blättchen an dem Blattstiel als Hebelarm auf das untere Bewegungsorgan wirkt, kleiner. Darin liegt eine Begünstigung für die Auf-

richtung des ganzen Blattstiels oder für das Kleinerwerden des Winkels zwischen ihm und der Sprossaxe und umgekehrt muss es bei dem Eintritt des Lichts am Morgen sein: durch den unmittelbaren Lichtreiz wird das Hauptorgan des Blattstieles nicht nur abwärts gekrümmt, sondern auch überhaupt ein wenig schlaffer, dabei bewirkt das Gewicht der drei Blättchen eine stärkere Senkung und zudem breiten sich jetzt die Blättchen so aus, dass dadurch ein größeres Drehungsmoment am Bewegungsorgan entstehen muss und auch dieses wirkt wieder in demselben Sinne, dass der Blattstiel sich etwas stärker senkt als durch den bloßen Lichtreiz seines Bewegungsorgans geschehen würde. In diesem Fall also wirken die Veränderungen, welche durch die Schlafbewegungen der Blättchen an dem Blattstiel als Hebelarm sich geltend machen, in gleichem Sinne wie die paratonischen Reizungen an dem unteren Bewegungsorgane des Blattstiels selbst. Bei der Mimose dagegen stellte Pfeffer fest, dass die Schlafbewegungen der zwei oder vier secundären Blattstiele am Ende des Hauptstiels Hebelwirkungen an diesem hervorrufen, welche in entgegengesetztem Sinn auf die paratonischen Bewegungen des großen Bewegungsorgans an der Basis des Blattstiels einwirken; indem sich bei Verdunklung die secundären Blattstiele und Blättchen zusammenlegen, wird der Hebelarm, an welchem ihr Schwerpunkt wirkt, länger und dadurch das Drehungsmoment des Blattstiels so gesteigert, dass er am Abend hinabsinkt, sein Bewegungsorgan sich abwärts krümmt, obgleich es in Folge der in ihm selbst stattfindenden Lichtwirkung dahin strebt, sich aufzurichten wie bei der Bohne. Ich gebe diese Bemerkungen nach Pfeffer's Ausführungen, ohne dass ich bis jetzt Gelegenheit hatte, die entscheidenden Beobachtungen selbst zu machen.

Vielleicht giebt es nicht viele Gelegenheiten, wo es möglich ist, dem Nichtphysiologen die außerordentlichen Schwierigkeiten, welche oft mit der Erforschung von Lebenserscheinungen verbunden sind, so klar zu machen, wie es hier bei den Schlafbewegungen der zusammengesetzten Blätter geschehen konnte und vorwiegend deshalb habe ich solange bei denselben verweilt.

Wie schon erwähnt, giebt es auch zahlreiche Laubblätter, an deren Basis kein besonders ausgebildetes Bewegungsorgan vorhanden ist und wo auch die einzelnen Theile des Blattes nicht scharf gesondert und nicht durch besondere Bewegungsorgane mit dem Stiel oder der Mittelrippe verbunden sind, bei denen aber dennoch sehr deutliche oder wenig merkliche Schlafbewegungen sowohl des ganzen Blattes wie auch seiner Theile stattfinden und zwar auch hier wieder in der Weise, dass das ganze Blatt sich hebt und senkt, dem oberen Theil der Sprossaxe sich nähert oder von ihm entfernt, während in vielen Fällen gleichzeitig die Seitenrippen der Lamina sich aufwärts oder abwärts krümmen, die Spreite flach oder gekrümmt erscheinen lassen. Genauer untersucht sind jedoch nur die Bewegungen der ganzen Blätter, welche durch Auf- und Abwärtskrümmungen der Blattstiele

oder unteren Spreitentheile hervorgerufen werden. Nur auf diese beziehen sich die folgenden Angaben. Nach BATALIN und PFEFFER sind es von den bekannteren Pflanzen besonders manche Balsaminen (Impatiens noli me tangere), Chenopodien, Atripliceen, Solaneen, Mimulus, Mirabilis Jalappa, Silene- und Alsine-Arten, manche Compositen, Malva rotundifolia, Oenothera, Portulacca, Linum grandiflorum, Polygonum-Arten, Senecio vulgaris, Ipomaea purpurea (blaue Winde), Brassica oleracea (Kohl), bei denen die fraglichen Blattbewegungen deutlich hervortreten, doch möchte ich noch die Blätter von Helianthus annuus (Sonnenrose), und besonders die laubblattähnlichen Cotyledonen sehr zahlreicher dicotyler Keim-Pflanzen nennen.

Nach den ausführlichen Untersuchungen der genannten Beobachter stimmen nun die Bewegungen derartiger Blätter mit denen der vorhin näher beleuchteten Gruppe in allen irgend wesentlichen Punkten überein, nur in einem nicht: diese nicht mit besonderen Bewegungsorganen ausgerüsteten Blätter befinden sich nur solange in periodischer Bewegung und sind nur solange paratonisch für Lichtschwankungen empfänglich, als sie noch *im Wachsthum begriffen* sind und zwar beginnt die Reizbarkeit sich geltend zu machen, wenn die jungen Blätter aus der Knospenlage hervortreten; die Reizbarkeit nimmt zu, die Größe der täglichen Bewegungen ebenso in dem Maße, wie das Wachsthum der großen Wachsthumsperiode entsprechend sich beschleunigt; wenn dann das Wachsthum wieder langsamer wird, nimmt auch die Reizbarkeit und Beweglichkeit mehr und mehr ab, bis endlich mit dem Aufhören des Wachsthums auch die Schlafbewegungen erlöschen. Dabei braucht auch die bewegliche, krümmungsfähige Stelle nicht dieselbe zu bleiben; rückt die Stelle stärksten Wachsthums am Blattstiel oder an der Basis der Lamina weiter aufwärts, so finden auch die Krümmungen an entsprechender Stelle statt.

Was nun speciell die Mechanik dieser Bewegung betrifft, so gilt zumal nach den Darlegungen PFEFFER's im Grunde alles von den eigentlichen Bewegungsorganen Gesagte auch hier, nur mit dem Unterschied, dass es sich hier nicht wie dort um ein periodisches Verlängern und Verkürzen der Ober- und Unterseite des Organs handelt, dass vielmehr jede mit einer Krümmung verbundene Verlängerung eine bleibende ist; wenn dann die andere Seite bei entgegengesetzter Krümmung sich verlängert, so ist auch diese Verlängerung eine bleibende u. s. f., d. h. die Auf- und Abwärtskrümmungen werden hier dadurch bewirkt, dass bald die eine, bald die andere Seite stärker wächst. Im Grunde aber ist damit keineswegs ein principieller Unterschied gegeben, wie schon daraus ersichtlich ist, dass auch bei den Blättern der zuerst betrachteten Gruppe die periodischen Bewegungen schon anfangen, wenn die Bewegungsorgane noch nicht ausgewachsen sind; noch wichtiger aber ist folgende Erwägung: es wurde schon in früheren Vorlesungen gezeigt, dass das Wachsthum überhaupt von der Turgescenz der Zellen abhängt, dass mit zunehmender Turgescenz des

›webes auch sein Wachsthum beschleunigt, mit abnehmender verlangsamt rd. Wenn nun durch Beleuchtung und Verdunklung Änderungen der ırgescenz geradeso wie bei den Bewegungsorganen der ersten Gruppe rvorgerufen werden, so müssen bei wachsenden Organen auch Änderunn der Wachsthumsgeschwindigkeit eintreten. Damit in diesem Fall ümmungen auf- und abwärts erfolgen, muss die Turgescenzänderung ch hier auf der einen Seite des fraglichen Organs rascher als auf der deren stattfinden.

Besonders an den für Lichtschwankungen sehr empfindlichen jungen ittern der Impatiens noli me tangere ist aus PFEFFER's Darlegungen er-htlich, dass sie in jeder Beziehung abgesehen von dem soeben dargelegten ıterschied mit den Blättern der erstgedachten Gruppe übereinstimmen.

Schon 1873 hat PFEFFER festgestellt, dass die **Blumenkronen,** welche genannte Schlafbewegungen zeigen, d. h. sich zu gewissen Tagesstunden nen und schließen, diese periodische Bewegung ebenfalls einem periosch veränderten Längenwachsthum der Außen- und Innenseite der umenblätter verdanken. Da es sich demnach hierbei nicht mehr um arlegung eines neuen Princips, sondern nur darum handelt, die Besonderiten, welche mit dem Blüthenbau zusammenhängen, und specifischen rschiedenheiten klarzulegen, so verzichte ich hier auf eine ausführlichere ırstellung und hebe nur einen Punkt besonders hervor.

Während bei den Laubblättern der ersten Gruppe neben der paranischen Einwirkung der Lichtschwankungen die der Temperaturverändengen von ganz untergeordneter Bedeutung sind, bei den Laubblättern der eiten Gruppe, da es sich hier um Wachsthum handelt, auch schon die mperaturschwankungen einen größeren Einfluss gewinnen, findet sich ıter den periodisch beweglichen Blüthen eine größere Zahl, bei denen ötzliche Temperaturschwankungen sehr kräftige Bewegungen veranlassen d zwar so, dass Temperaturerhöhung das Öffnen der Blüthe, also die Ausirtskrümmung der Blumenblätter, plötzliche Abkühlung dagegen das hließen der Blüthe, also Einwärtskrümmung durch stärkeres Wachsthum r Außenseite bewirkt. Außer den Blüthen von Crocus und Tulipa nennt EFFER als sehr empfindlich für Temperaturschwankungen die Blumenonen von Adonis vernalis, Ornithogalum umbellatum, Colchicum autumle, also vorwiegend Blüthen, die schon im zeitigen Frühjahr oder im Spätrbst bei niederer Lufttemperatur zur Entfaltung gelangen und nur legentlich von der Sonne erwärmt werden; weniger empfindlich sind die n Ficaria ranunculoides, Anemone nemorosa, Malope trifida, welche sämmth durch Temperaturschwankung zu jeder Tageszeit Bewegungen machen, doch um so energischer, je längere Zeit seit der letzten Bewegung verrichen ist. Letzteres tritt viel auffallender hervor bei Nymphaea alba, xalis rosea und valdiviensis, Mesembryantemum und den beweglichen mpositenblüthen. Diese sind am Abend geschlossen, dann bringt Tem-

peraturerhöhung von 10 auf 28° C. kaum eine Öffnung hervor, des Morgens dagegen bewirkt Erwärmung auch im Finstern das Öffnen dieser Blüthen.

Der Leser kann sich leicht selbst eine Anschauung von diesen Wirkungen der Temperaturschwankung verschaffen, wenn er in Blumentöpfen kultivirte Crocus und Tulpen im zeitigen Frühjahr bei kühlem Wetter, wo die Blüthen draußen geschlossen sind, einfach in ein geheiztes Zimmer stellt, wo sie dann oft schon nach wenigen Minuten sich öffnen; man kann es sogar noch einfacher haben: taucht man eine mit ihrem Schaft abgeschnittene Tulpenblüthe in geschlossenem Zustand in warmes Wasser von 20—25°, so öffnet sie sich zusehends und dies war zugleich der Versuch, durch welchen Hofmeister zuerst den Einfluss von Temperaturschwankungen auf das Öffnen und Schließen der Blüthe erkannte. Bei der Tulpe und dem Crocus konnte Pfeffer durch Erwärmung und Abkühlung die Blüthen an einem Tage sich achtmal öffnen und schließen lassen; jedoch ist auch in diesen Fällen das Öffnen energischer, wenn die Blüthen längere Zeit geschlossen waren und umgekehrt. Besonders empfindliche Crocusblüthen können durch eine Schwankung von 5° C. schon in 8 Minuten sich völlig öffnen und schließen; bei Schwankungen von 12—22° C. erfolgte dies sogar schon in 3 Minuten. Crocusblüthen fand Pfeffer aber schon für $^1/_2$° C. empfindlich, die der Tulpe für Schwankungen von 2° C.

Die für Temperaturschwankungen empfindlichen Blüthen sind aber auch für Lichtschwankungen reizbar. Doch ist nach der Art der Pflanze die Empfindlichkeit bald für diese bald für jene größer: die für Temperaturschwankungen so sehr empfindlichen Blüthen von Crocus und Tulpe schließen sich bei plötzlicher Verdunklung und öffnen sich bei Beleuchtung und zwar mit einer Energie, die im Stande ist, die Wirkung entgegengesetzter, doch schwacher Temperaturreize zu überwinden. Dagegen sind stärkere Temperaturschwankungen wieder im Stande, die durch Licht und Dunkelheit bewirkte Öffnung oder Schließung in ihr Gegentheil umzukehren. Bei Oxalis, Nymphaea alba, Taraxacum u. a. dagegen kann das am Abend eintretende Schließen durch Erwärmung nicht aufgehoben werden, und ebensowenig vermag am Morgen eine starke Abkühlung das Öffnen zu hindern. Werden diese Blüthen jedoch während des Tages geschlossen gehalten, so können sie Abends durch Temperatursteigerung geöffnet werden u. s. w.

Aus dieser verschiedenen Empfänglichkeit für Lichtschwankungen einerseits, für Temperaturschwankungen andrerseits dürfte sich auch am einfachsten die Thatsache erklären, dass manche Blüthen im Freien eine strenge Tagesperiode verfolgen, während andere durch plötzlichen Witterungswechsel zu beliebiger Tageszeit sich schließen und öffnen; offenbar sind jene für den täglichen Wechsel des Lichts mehr als für Temperaturschwankungen empfindlich, die anderen dagegen für plötzliche Erwärmung und Abkühlung stark reizbar.

Schließlich ist noch zu erwähnen, dass manche Blüthen wie bei zu starker Beleuchtung auch bei zu starker Erwärmung sich schließen, ähnlich wie die periodisch beweglichen Laubblätter, bei denen es jedoch nur durch starke Beleuchtung geschieht; so fand es PFEFFER bei den Blüthen von Oxalis valdiviensis, Calendula u. a., wenn sie von direkten Sonnenstrahlen getroffen wurden, doch bleibt es freilich zweifelhaft, ob in solchem Falle die Wirkung dem Licht oder der Wärme zugeschrieben werden muss.

Fragen wir endlich nach dem Zweck und Nutzen, der durch alle hier beschriebenen periodischen Bewegungen und unmittelbar auf Reize folgenden Veränderungen für die betreffenden Pflanzen erreicht wird, so würde freilich nur eine speciellere Betrachtung der Lebensweise jeder einzelnen Art genauere Auskunft geben können; doch ganz im Allgemeinen lässt sich der Nutzen immerhin auch ohne das erkennen. Dass Blüthen mit seltenen Ausnahmen sich am Morgen mit zunehmender Helligkeit und Wärme öffnen, am Abend sich schließen, hängt ganz offenbar mit dem Bestäubungsgeschäft, d. h. mit der Übertragung des Blüthenstaubes aus einer Blüthe auf das weibliche Organ einer anderen Blüthe derselben Art, zusammen. Diese Übertragung nämlich wird durch Insekten bewirkt, die im Allgemeinen nur bei hellem und warmem Wetter die Blüthen besuchen; Nachts, wo dies nicht geschieht, werden die Geschlechtsorgane der Blüthe durch das Zusammenschließen der Blumenkrone vor starker Abkühlung durch Ausstrahlung und vor Benetzung mit Thau, wohl auch vor manchen anderen Fährlichkeiten geschützt. Das Öffnen und Schließen der Laubblätter kann in manchen Fällen den eben beschriebenen Schutz der Sexualorgane noch verstärken, für gewöhnlich jedoch wird man annehmen dürfen, dass durch eine starke Aufrichtung, ebenso durch ein Hinabschlagen der Laubblattflächen am Abend eine zu starke Abkühlung des so hoch wichtigen Chlorophyllgewebes während der Nacht vermieden wird; wenn man weiß, dass diese dünne Gewebelamelle durch bloße Ausstrahlung zumal bei heiterem Nachthimmel um 5 — 8° C. unter die Temperatur der umgebenden Luft abgekühlt werden kann, so leuchtet ein, dass selbst in Nächten mit 5—6° C. Luftwärme eine solche Abkühlung den Eispunkt überschreitet und die Gefahr des Erfrierens herbeiführt. Die ausgebreitete Tagstellung der Laubblätter ist eben nur für die günstigen Vegetationstemperaturen und Beleuchtungsverhältnisse rathsam und nur innerhalb dieser Grenzen für die Assimilation nützlich; wo diese Rücksicht ganz besonders bei dünnen, zarten Laubblättern wegfällt, da schließen sie sich oder nehmen sie die Profilstellung an, sowohl bei übermäßigem Sonnenlicht, wie in der Dunkelheit und Kühle der Nacht.

Anmerkungen zur XXXVI. Vorlesung.

Die Angabe der älteren Literatur über die periodischen Bewegungen der Blätter und Blüthen kann hier umsomehr unterbleiben, als dieselbe in den Arbeiten PFEFFER's sehr ausführlich citirt und kritisch gesichtet worden ist. Ich nenne daher nur einige neuere Arbeiten, die den Anfänger auf diesem Gebiet sogleich auf die richtige Bahn führen können:

SACHS, »Über das Bewegungsorgan und die periodischen Bewegungen der Blätter von Phaseolus und Oxalis«, bot. Zeitg. 1857, pag. 793.

SACHS, »Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane«, Flora 1863, Nr. 29 ff.

PAUL BERT, Mémoir. d. l. soc. d. scienc. phys. et naturell. d. Bordeaux 1866.

MILLARDET, »Nouv. récherches sur la périodicité d. l. tension« 1869 (Mémoir. de la soc. natur. de Strasbourg.)

BATALIN, »Über die Ursachen der periodischen Bewegungen der Blumen und Laubblätter«, Flora 1873, pag. 433.

PFEFFER, Physiologische Untersuchungen, Leipzig 1873 und 1875.

SACHS, Lehrbuch der Botanik, IV. Aufl. 1874, pag. 844—869.

Der von PFEFFER eingeführten Nomenclatur auf diesem Gebiet möchte ich mich nicht anschließen: seine »Receptionsbewegungen« sind eben einfach Reizbewegungen, deren Eigenthümlichkeit, nur innerhalb des Phototonus der Organe zu erfolgen, ich schon 1865 durch den Ausdruck »paratonische Reizung« charakterisirt habe — ein Ausdruck, den ja auch PFEFFER acceptirt, der aber den Begriff Receptionsbewegung, welcher ja doch nur für diesen Fall gelten soll, überflüssig macht. Auch kann ich mich keineswegs damit einverstanden erklären, wenn PFEFFER l. c. die periodischen Bewegungen von Laubblättern ohne Gelenk als Nutationsbewegungen bezeichnet, obgleich er selbst, sowie BATALIN ihre Abhängigkeit von Lichtschwankungen bewiesen hat; denn der früher von mir eingeführte Ausdruck »Nutationen« gilt eben für Ungleichheiten des Wachsthums auf verschiedenen Seiten eines Organs, welche nicht durch äußere Einwirkungen hervorgerufen werden. Es wäre sehr zu bedauern, wenn auf diesem schwierigen Gebiet, wo die Natur selbst ohnehin Verwirrung genug anrichtet, auch noch durch eine unbestimmte Nomenclatur Schwierigkeiten entstehen sollten.

XXXVII. Vorlesung.

Die Reizbarkeit der Mimosa und ähnliche Fälle.

Gleich einigen anderen Mimoseen und Oxalideen ist die Sensitive (Mimosa pudica) dadurch ausgezeichnet, dass die Bewegungsorgane ihrer Blätr neben den in der vorigen Vorlesung genannten verschiedenen Reizewegungen auch noch für kleine Erschütterungen und andere Störungen npfindlich sind. Es sind die am leichtesten wahrzunehmenden, daher ich am längsten bekannten Reizerscheinungen, die man sogar bis in uner Jahrhundert herein für die einzigen im Pflanzenreich hielt. Die Art und eise, wie in diesem Falle die Reizwirkung verläuft, ist jetzt aber so vielch, gründlich und mit so gutem Erfolge studirt, dass wir die Resultate s den bis jetzt festesten Boden auf dem gesammten Gebiet der Reizscheinungen betrachten können, so zwar, dass nicht nur eine Reihe inlich sich verhaltender Organe, sondern überhaupt fast alle übrigen eizerscheinungen von hier aus mehr oder minder verständlich werden.

Mimosa pudica, eine Leguminose aus der in den Tropenländern vielich vertretenen Familie der Mimoseen, ist in Brasilien zu Hause, gegenärtig auch in Ostindien u. a. Tropenländern verbreitet; auch bringt sie ei uns nicht nur in Töpfen am Fenster, sondern auch im freien Land kulvirt, reichlich keimfähigen Samen, so dass jeder im Stande ist, die merkürdige Pflanze selbst zu kultiviren und die hier zu beschreibenden Reizscheinungen mit leichter Mühe selbst zu beobachten. Im freien Land, mal bei starkem Sonnenschein wachsend bildet sie mehrere kräftige, oft —80 cm lange Laubsprosse, welche auf der Erde hingestreckt liegen; im mmer dagegen, d. h. bei schwächerer Beleuchtung, wächst der Hauptross aufrecht und nur einige untere Seitensprosse ragen schief hinaus. jeder Sprossaxe erscheinen 6—10 doppelt zusammengesetzte Laubltter: auf einem 4—8 cm langen Stiel sitzen zwei oder 2 Paare secunrer Blattstiele von 4—5 cm Länge, deren jeder 15—25 Paare kleiner ittchen trägt, die selbst etwa 5—10 mm lang, 1,5—2 mm breit sind, wie sere Fig. 373 *A* zeigt. Alle diese Theile sind unter einander durch scharf

abgegrenzte Bewegungsorgane verbunden, jedes Blättchen sitzt auf einem 0,4—0,6 mm langen Bewegungsorgan dem secundären Blattstiel unmittelbar auf; die 4 secundären Blattstiele selbst sind am Ende des Hauptstiels durch ein etwas größeres Organ von 2—3 mm Länge und circa 1 mm Dicke befestigt. Die Basis des Hauptstieles selbst ist zu einem 4—5 mm langen und 2—2,5 mm dicken Bewegungsorgan umgeformt.

Im Allgemeinen stimmt der Bau dieser Bewegungsorgane mit demjenigen der Bohne und des Sauerklees, die in der vorigen Vorlesung ausführlich beschrieben wurden, überein; jedes Bewegungsorgan besteht aus einem dicken Mantel von Parenchym, der von einer schwach ausgebildeten

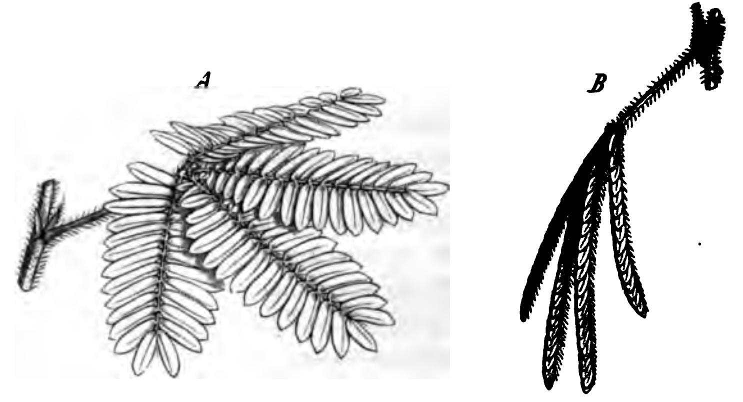


Fig. 373. Blatt von Mimosa pudica ½ der nat. Größe. *A* im ungereizten Zustand der Tagstellung. — *B* in der Nachtstellung oder auch nach einer Erschütterung in der Reizstellung (nach Duchartre).

Epidermis ohne Spaltöffnungen bekleidet ist und einen axilen, geschmeidigen, doch sehr wenig dehnbaren, aus Gefäßbündeln zusammengesetzten Strang umgiebt; die einzelnen Bündel dieses Stranges entspringen aus den Gefäßbündeln der Sprossaxe und am anderen Ende des Organs, wo sie in den Blattstiel austreten, isoliren sie sich wieder, so wie es früher bei der Bohne beschrieben wurde. Das Parenchym besteht aus rundlichen Zellen, die in der Umgebung des Stranges ziemlich große, luftführende Zwischenzellräume umschließen, welche dagegen in den 10—20 äußeren Schichten des Parenchyms viel kleiner sind, in der Nähe der Epidermis aber ganz fehlen. Vom Strang bis in die mittleren Gewebeschichten hinein communiciren die lufthaltigen Intercellularen unter einander, die sehr kleinen Zwischenräume der äußeren Zellenschichten dagegen erscheinen als dreieckige getrennte Binnenräume und an mikroskopischen Präparaten mit Wasser gefüllt. — Die Zellen der Unterseite des Organs sind dünnwandig, die der Oberseite haben ungefähr dreimal so dicke Wandungen gleich jenen von zahlreichen Tüpfelkanälen durchsetzt; neben reichlichem Protoplasma mit Kern und kleinen Chlorophyll- und Stärkekörnchen enthalten die Zellen im Saftraum je einen großen kugeligen Tropfen, der aus

concentrirter Gerbstofflösung besteht und von einem feinen Häutchen umgeben ist. Ähnliche Gebilde fand UNGER auch in den Bewegungsorganen von Desmodium gyrans und des Süßholzes (Glycyrrhiza), bei denen jedoch Reizbarkeit für Berührung und Erschütterung nicht vorhanden ist. Auch sind die Organe der Mimose schon in der Jugend reizbar, wenn die Zellwände in der oberen Hälfte des Parenchymmantels noch nicht dicker sind als in der unteren und die genannten Kugeln noch fehlen; man wird diesen anatomischen Verhältnissen also keinen allzu großen Werth für die specifischen Reizerscheinungen beilegen dürfen, umsoweniger als die entsprechenden anatomischen Charaktere des reizbaren Gewebes bei anderen später zu betrachtenden Organen mehrfach abweichen, obgleich die Reizerscheinungen im Wesentlichen dieselben sind.

Wenn eine Sinnpflanze während des Tages sich selbst überlassen bleibt, so trägt sie ihre Blattstiele schief aufgerichtet, die secundären Stiele und die daran sitzenden Blättchen ziemlich genau in einer Fläche ausgebreitet, wie in Fig. 373 *A*. Eine nur einigermaßen unsanfte Erschütterung der ganzen Pflanze bewirkt, dass sich die Bewegungsorgane sämmtlicher primären Blattstiele abwärts, die der secundären Stiele nach vorn, die der Blättchen nach vorn und aufwärts krümmen, wie Fig. 373 *B* zeigt. Dieser Zustand gleicht äußerlich dem der Nachtstellung oder dem durch plötzliche Verdunklung hervorgerufenen, innerlich aber ist er davon verschieden, denn eine Erschütterung bewirkt auch an Blättern, die sich bereits in der Nachtstellung befinden, noch eine Reizung, die besonders deutlich durch die Erschlaffung des unteren großen Bewegungsorganes kenntlich wird. Es mag schon hier auf das große Gewicht der Thatsache hingewiesen werden, dass die durch Verdunklung hervorgerufene Nachtstellung mit einer Steigerung der Turgescenz und Steifheit des Organs verbunden ist, während durch Erschütterung eine sehr merkliche Erschlaffung desselben bewirkt wird, so zwar, dass ein durch Berührung oder Erschütterung gereiztes Mimosenblatt schlaff hin und her pendelt, bis es wieder in den reizbaren Zustand eintritt: am Tage erfolgt dies nach mehreren Minuten, indem die Blätter ihre durch Fig. 373 *A* dargestellte Form annehmen, worauf sie durch Erschütterung abermals reizbar sind.

Bei den Bewegungsorganen der Haupt- und Secundärstiele genügt an sehr reizbaren Mimosen eine leise Berührung der Haare auf ihrer Unterseite, bei denen der Blättchen ebenso die leiseste Berührung der unbehaarten Oberseite, um die Reizbewegung hervorzurufen.

Die Empfindlichkeit der Mimosen hängt wesentlich von der Höhe der Temperatur und von der Luftfeuchtigkeit ab, mit zunehmender Höhe beider steigert sich der Wasserreichthum der ganzen Pflanze und besonders die Turgescenz ihrer Bewegungsorgane. Bei 25—30° C. Luftwärme und genügender Feuchtigkeit ist die Reizbarkeit der Mimosen so groß, dass die bloße Erschütterung bei dem Vorübergehen an der Pflanze schon ein leb-

haftes Erschrecken derselben, ein Herabsinken und Zusammenfallen ihrer Blätter bewirkt; es ist dann kaum möglich, eine im Blumentopf eingewurzelte Pflanze auch mit größter Vorsicht aufzuheben und wieder hinzustellen, ohne die Reizerscheinungen hervorzurufen.

Von ganz besonderem Interesse auch für die Theorie ist die ungemein deutliche und auf 50 und mehr Centimenter lange Strecken hin wirksame Reizfortpflanzung bei den Mimosen. Wird z. B. eines der vordersten Blättchen mit einer Scheere abgeschnitten oder sein Bewegungsorgan berührt, oder lässt man die in einem Brennpunkt vereinigten Sonnenstrahlen auf eines dieser Blättchen fallen, so macht es sofort eine Reizbewegung, fast gleichzeitig damit das gegenüberstehende, dann folgen paarweise die benachbarten und immer weiter entfernten Blättchen bis hinab zur Basis des secundären Stiels; nach kurzer Pause beginnt dann das Zusammenlegen der untersten Blättchen eines benachbarten secundären Stiels, was nun von unten nach oben an demselben fortschreitet und sich an den Blättchen der anderen Secundärstiele wiederholt, endlich oft erst nach längerer Zeit schlägt sich auch der Hauptstiel des Blattes abwärts; ist die Pflanze nur mittelmäßig reizbar, so hat es hiermit sein Bewenden und das gereizte Blatt nimmt nach mehreren Minuten wieder seine normale Stellung ein; bei sehr reizbaren völlig gesunden Pflanzen folgt jedoch auf die Reizbewegung des ersten Blattes nach einigen Secunden das plötzliche Hinabsinken eines der nächst benachbarten, am Spross höher oder tiefer stehenden Blätter und von diesem aus fortschreitend der Reihe nach die Reizbewegung aller Blätter desselben Sprosses, die sich dabei so verhalten, als ob die Pflanze erschüttert worden wäre. So können im Lauf einiger Minuten sämmtliche Blätter eines kräftigen Mimosensprosses in Bewegung gerathen, obgleich ursprünglich nur ein einzelnes Blättchen gereizt worden war, zuweilen werden dabei auch einzelne Organe übersprungen, um nachträglich erst sich zu bewegen. Überlässt man die Pflanzen sich selbst, so breiten sich nach einigen Minuten die Blättchen und secundären Stiele wieder aus, die primären Stiele richten sich auf und alle Bewegungsorgane sind nun wieder reizbar.

Wie man durch das Einschneiden eines kleinen Blättchens oder durch Brennen desselben einen Reiz auf sein Bewegungsorgan ausüben kann, so ist es auch möglich, allerdings bei sehr wasserreichen, turgescenten und daher stark reizbaren Mimosen von den Internodien der Sprossaxe aus einen Reiz auf die Blätter zu üben. Sorgt man dafür, dass die Sprossaxe unbeweglich festgehalten ist, setzt man sodann die Schneide eines sehr scharfen Messers vorsichtig ohne jede Erschütterung auf die Epidermis der Sprossaxe und zieht man nun die Schneide mit leichtem Druck so lange durch die saftige Rinde, bis man am Widerstand bemerkt, dass das Messer in den Holzkörper eindringt, so quillt augenblicklich, besonders wenn man jetzt das Messer abhebt, ein Tropfen Wasser hervor und sehr kurze

Zeit darauf geräth eines der benachbarten Blätter oder auch mehrere derselben in Bewegung und erschlafft. Diese schon den älteren Pflanzenphysiologen, DUTROCHET und MEYEN, bekannte Erfahrung ist ungemein lehrreich: sie zeigt, dass die bloße Bewegung des Wassers im Innern des Gewebes die Reizstellung der Blätter hervorruft; dieser Schluss ist um so sicherer, als das Einschneiden bis zum Holzkörper den beschriebenen Effekt nur dann hervorbringt, wenn ein Wassertropfen aus der Wunde hervorquillt; ist das Gewebe nicht hinreichend turgescent, um nach der Verwundung Wasser auszustoßen, so unterbleibt auch die Reizbewegung der benachbarten Blätter. Offenbar bewirkt das Einschneiden eines Blättchens mit einer Scheere oder das Brennen mit dem Focus einer Brennlinse auch weiter nichts als eine plötzliche Wasserbewegung im Gewebe, die sich bis in das reizbare Organ fortpflanzt und die nachher noch zu beschreibenden Wirkungen hervorbringt. Ich habe schon 1865 in meinem Handbuch aus diesen Thatsachen gefolgert, dass es sich bei der Reizbarkeit der Mimosen wesentlich nur um Wasserbewegung im Gewebe und um entsprechende Turgescenzänderungen in den Bewegungsorganen handeln könne [1]). Weitere Beweise dafür und eine genauere Einsicht in die bei der Reizung stattfindenden Vorgänge gewann 1872 PFEFFER [2]). Durch lineare Messungen am nicht gereizten und dann am gereizten Organ stellte er zunächst fest, dass das Volumen der unteren Parenchymhälfte, welche bei der Reizkrümmung concav wird, abnimmt, das der oberen, indem sie sich verlängert, zunimmt; die Volumenzunahme der Oberhälfte ist aber viel geringer als die Volumenabnahme der unteren; daraus folgt, dass das ganze Bewegungsorgan kleiner wird, an Volumen abnimmt, während es sich in Folge eines Reizes abwärts krümmt. Die Volumenabnahme des unteren Parenchyms kann der ganzen Sachlage nach nur durch Austritt von Wasser aus dem Gewebe ererfolgen und PFEFFER beweist dies durch folgendes Experiment, welches ich selbst vielfach ausgeführt habe: nachdem man an der Grenze des Blattstiels das Bewegungsorgan, da wo der axile Strang noch ungetheilt ist, quer abgeschnitten hat, ist das Organ zunächst im höchsten Grade gereizt, also abwärts gekrümmt. Lässt man nun aber die Pflanze in einem dampfgesättigten Raume, etwa unter einer großen Glasglocke stehen, so richtet sich das von seinem Blattstiel also befreite Bewegungsorgan wieder auf und wird nach einiger Zeit wieder reizbar; fasst man nun die Schnittfläche genau ins Auge und reizt man die Unterseite des Organs durch eine etwas unsanfte Berührung mit einer stumpfen Nadel, so tritt sofort die Reizbewegung ein, das Organ krümmt sich abwärts, und worauf es hier ankommt, gleichzeitig tritt aus dem Querschnitt ein Wassertropfen hervor. Dieses Wasser kommt, wie PFEFFER feststellte, aus dem Parenchym selbst und fast ausschließlich aus demjenigen, welches den axilen Strang umgiebt und größere Intercellularräume enthält; zuweilen sah er jedoch auch den Querschnitt des Stranges selbst feucht werden. Ist an einem Organ das Paren-

chym der Oberseite weggenommen und macht der übrige Theil des Organs eine kräftige Reizbewegung, so kann man nach dem genannten Beobachter zuweilen auch Wasser aus der horizontalen Längsschnittfläche des Bewegungsorgans hervortreten sehen.

Es ist also sichergestellt, dass bei der Reizbewegung Wasser aus dem unteren Parenchym austritt; die oben schon genannte geringe Volumenzunahme der oberen Parenchymhälfte bei der Krümmung weist aber darauf hin, dass ein Theil dieses Wassers in dieses Gewebe eindringt; die gesammte Volumenabnahme des ganzen Organs, sowie das schon erwähnte Schlaffwerden desselben bei der Reizbewegung beweist aber ebenso bestimmt, dass ein Theil des von dem unteren Parenchym ausgestoßenen Wassers anderswohin abfließen muss, gleichzeitig wohl in das starre Gewebe des Blattstiels und in das der Sprossaxe; wahrscheinlich tritt ein sehr kleines Quantum in den axilen Strang des Organs.

Die Wichtigkeit des Gegenstandes dürfte es rechtfertigen, unter Hinweis auf Fig. 369 noch Einiges über die Turgorveränderungen an den Bewegungsorganen zunächst den großen an der Basis der Blattstiele der Mimosen zu sagen.

Schneidet man an dem großen Bewegungsorgan das Parenchym der Oberseite bis zum axilen Strang weg, so richtet sich später der Stiel nicht nur wieder auf, sondern er wird sogar steiler als sonst, auch behält das operirte Organ einen geringen Grad von Reizbarkeit. Trägt man dagegen das Parenchym der Unterseite ab, so schlägt sich der Stiel steil abwärts und das operirte Organ zeigt keine Reizbarkeit mehr. Die Unterseite allein ist also reizbar, das Parenchym der Oberseite ist nur Hilfsorgan bei der Bewegung.

Schneidet man eines der großen Bewegungsorgane hart an der Sprossaxe weg, ohne dasselbe von seinem Blattstiel zu trennen, so krümmt es sich in gewohnter Weise, indem zugleich ein Wassertropfen aus ihm heraustritt. Spaltet man es nun durch einen den axilen Strang halbirenden Längsschnitt in eine obere und untere Hälfte, so krümmt sich jene noch stärker abwärts, die untere aber wird fast gerade oder nur wenig abwärts gekrümmt. Trennt man ferner durch zwei Längsschnitte das obere und untere Parenchym vom axilen Strang ab, so krümmt sich jenes kräftig abwärts, dieses ein wenig aufwärts, dabei verlängern sich beide so, dass sie den axilen Strang beträchtlich überragen.

Diese und andere Versuche zeigen, dass eine beträchtliche Spannung des Parenchyms gegen den axilen Strang auch im gereizten und wasserarm gewordenen Organ besteht und dass die Spannung in diesem Zustand größer ist zwischen dem Parenchym der Oberseite und dem Strang als zwischen dem der Unterseite und dem Strang.

Legt man ein so präparirtes noch am Stiel befindliches Organ in Wasser, um den bei der Operation entstandenen Wasserverlust zu ersetzen.

also einen Zustand zu erzeugen, der dem normalen ähnlich ist, so wird die Abwärtskrümmung der oberen Hälfte noch stärker; nun aber krümmt sich auch die Unterhälfte stark aufwärts und ihr Gewebe, vorher schlaff, wird dabei sehr straff, fast knorpelartig hart wie in der anderen Hälfte. Dies zeigt, dass der Turgor im Parenchym der Unterseite bei der mit Wasserverlust verbundenen Operation mehr abgenommen hat als der der Oberseite und dass er durch die Wiederaufnahme von Wasser in höherem Grade steigt als bei jener, mit anderen Worten: die reizbare Unterseite giebt ihr Wasser leichter ab als die Oberseite, nimmt es aber auch mit größerer Energie wieder auf; das obere Parenchym strebt den axilen Strang immer abwärts zu drücken, das untere aber strebt nur dann ihn stark aufwärts zu krümmen, wenn es sehr wasserreich ist; dies ist das Parenchym aber nur dann, wenn es nicht gereizt wurde; die Reizwirkung besteht eben darin, dass das stark turgescirende Parenchym der Unterseite Wasser ausstößt.

Schon vor langer Zeit bemerkte LINDSAY, dass die gereizte Seite eines Bewegungsorgans dunkler wird; PFEFFER befestigte den ungereizten Blattstiel so, dass das Organ auf Reiz sich nicht krümmen konnte; berührte er nun eine Stelle der reizbaren Seite, so sah er von dort aus eine dunklere Färbung sich blitzschnell ausbreiten; er zieht daraus den Schluss, dass die Luft aus den Intercellularen verdrängt und durch Wasser ersetzt wird, welches die gereizten Parenchymzellen ausstoßen, denn nur so scheint das Dunklerwerden erklärlich.

Die Zusammenfassung alles Erwähnten führte schließlich auch PFEFFER zu dem schon früher von DUTROCHET und mir gemachten Schluss, dass die Reizfortpflanzung bei Mimosa durch die Gefäßbündel vermittelt wird. Ich stellte mir schon 1865 die Sache so vor, dass das in dem reizbaren Parenchym ebenso wie im Strang und im Holz der Sprossaxe enthaltene Wasser als eine continuirliche Wassermasse zu betrachten ist, welche bei dem ungereizten Zustand der Pflanze sich in relativer Ruhe befindet; jede Störung dieses Gleichgewichtes, jede Bewegung eines Theiles dieser Wassermasse bewirkt, dass vorwiegend aus der Unterhälfte des Bewegungsorgans Wasseraustritt erfolgt und es leuchtet ein, dass die Reizbewegung an einem Blatt nothwendig eine Störung des genannten Gleichgewichts auch auf weitere Strecken hin bewirken muss und jedes in den Reizzustand eintretende Organ muss seinerseits sofort eine neue Störung dieses labilen Gleichgewichtes verursachen.

Die meisten anderen für Stoß und Erschütterung reizbaren Blätter sind weit weniger empfindlich als die der Mimosa pudica. Bei den Blättern unserer allbekannten Akazie (Robinia) bedarf es ebenso wie bei dem Sauerklee (Oxalis acetosella) schon recht heftiger Erschütterungen, um Reizbewegungen hervorzurufen. Soweit aber die Mechanik in diesen Fällen untersucht worden ist, handelt es sich dabei in allen wesentlichen Punkten

genau um dieselben Vorgänge wie bei Mimosa. Zu den für Berührung oder Stoß reizbarsten Organen gehören aber die schon in der XXIV. Vorlesung beschriebenen Blätter der Dionaea muscipula, die, wie dort erwähnt, ihre beiden Hälften blitzschnell zusammenklappen, wenn eines der sechs Haare der Oberseite unsanft berührt wird. Aus BATALINS ausführlichen Untersuchungen [3]) darf man schließen, dass es sich auch bei Dionaea wesentlich um dieselben Veränderungen im Gewebe der Blattmittelrippe und zum Theil der Spreite handelt wie bei Mimosa; doch treten hier mancherlei neue Momente bezüglich der räumlichen Anordnung der wirksamen Theile hinzu und nur eine weitläufige Beschreibung wäre im Stande, dem Leser eine einigermaßen klare Vorstellung von der Mechanik der Dionaeablätter zu geben. Es ist für den Zweck dieses Buches genügend, an einem Beispiel das principiell Wichtigste über die durch Berührung und Erschütterung bewirkten Reizerscheinungen gesagt zu haben.

Nur auf einen Punkt will ich hier nebenbei mit hinweisen. BURDON SANDERSON fand mit Anwendung der bekannten sehr empfindlichen elektrischen Apparate, welche zur Nachweisung elektrischer Änderungen in Nerven und Muskeln von den Zoophysiologen verwendet werden, dass bei der Reizbewegung der Dionaeablätter elektrische Ströme entstehen und bei der über pflanzliche Dinge so allgemein verbreiteten Unkenntniss konnte man sich kaum wundern, wenn aus diesen Wahrnehmungen geschlossen wurde, dass in den Dionaeablättern so etwas von thierischen Nerven vorhanden sei, was ja noch dazu mit der Insektenjagd dieser Pflanzen trefflich zu stimmen schien. Unsere mit vieler Mühe und Arbeit geklärten Vorstellungen von der Reizbarkeit der Pflanzen sollten auf einmal auf die völlig ungeklärten Ansichten über die sogenannte negative Schwankung in thierischen Nerven zurückgeführt werden. Ohne auf eine nähere Kritik der Sache eingehen zu wollen, mag einfach erwähnt sein, dass auf meine Anregung und in meinem Laboratorium Dr. KUNKEL [4]), mit der Technik der elektrischen Untersuchungen genau vertraut, die Thatsache feststellte, dass jede Wasserverschiebung im Gewebe der Pflanzen schwache elektrische Ströme in denselben hervorruft: eine unbeträchtliche Biegung einer Sprossaxe oder eines Blattstieles, die ja nothwendig mit Wasserverschiebung im Gewebe verbunden sein muss, lässt an genauen Apparaten sofort elektrische Störungen erkennen. Da nun wie vorhin gezeigt wurde, jede Reizbewegung der Blätter mit einer sogar recht beträchtlichen Wasserverschiebung im Gewebe verbunden ist, so muss auch diese elektrische Störungen hervorrufen und andrerseits leuchtet auch ein, dass in reciprokem Sinne von außen einwirkende elektrische Störungen als Bewegungsreize wirken müssen. Diese sind bei Mimosa längst bekannt. Jedenfalls haben wir also nicht nöthig, auf die Nervenphysiologie zurückzugreifen, um größere Klarheit in die Reizerscheinungen der Pflanzen zu bringen; eher wird es vielleicht gelingen, aus den Reizvorgängen an Pflanzen später einmal Erklä-

rungsmomente für die Nervenphysiologie zu gewinnen und gerade diese, wenn auch immerhin noch einem fernen Horizonte angehörige Hoffnung ist es, durch welche das Studium pflanzlicher Reizerscheinungen einen besonderen Reiz gewinnt. Daher muthe ich dem Leser zu, auch noch die wichtigeren Reizerscheinungen an den Staubfäden der Cynareen mit mir etwas näher zu betrachten.

Die Cynareen sind eine Unterabtheilung der großen Familie der Compositen oder kopfblüthigen Pflanzen, bei denen auf einem gemeinschaftlichen, breiteren Blüthenboden, umhüllt von einem aus zahlreichen kleinen Blättern bestehenden Kelch, mehr oder minder zahlreiche kleine Blüthen sitzen, welche in ihrer Gesammtheit dem Nichtbotaniker den Eindruck *einer* Blüthe machen. Auch der in botanischen Dingen nicht Bewanderte wird sich leicht orientiren, wenn ich anführe, dass zu den Cynareen unsere gemeine blaue Kornblume mit ihren Gattungsverwandten (Centaurea), die gewöhnlichen Disteln (die Gattung Carduus), die allbekannte Artischocke (Cynara) neben vielen anderen Gattungen gehört. Die in einem Blüthenkopf enthaltenen einzelnen Blüthen dieser Pflanzen bestehen aus einem unterständigen Fruchtknoten, auf welchem sich eine lange enge Blumenröhre erhebt, die sich oben plötzlich erweitert, die Gestalt einer Glocke annimmt, deren Rand in fünf Zipfeln aus einander geht. An der Stelle, wo diese Erweiterung der Blumenkrone stattfindet, entspringen fünf Staubfäden, deren Antheren oder Pollensäcke bei allen Compositen seitwärts unter sich so verklebt sind, dass sie eine Röhre darstellen, durch welche der obere Theil des Griffels hindurchgeht, der am Grunde der Blüthenröhre aus dem unterständigen Fruchtknoten entspringt.

Die erwähnten fünf Staubfäden nun sind die Objekte, mit denen wir es hier zu thun haben[5]. Dieselben sind mit ihrem unteren Ende, wie Fig. 374 zeigt, an der Blumenröhre befestigt, mit dem oberen an der von den Antheren gebildeten Röhre. Sich selbst überlassen und zwar vor der Entleerung des Blüthenstaubes aus den Antheren sind die fünf Staubfäden convex stark nach außen gekrümmt. Wird einer derselben etwa mit einer stumpfen Nadelspitze berührt, so streckt er sich gerade, d. h. er wird entsprechend kürzer; dabei kann es geschehen, dass in Folge der Krümmung, welche der zwischen den Staubfäden aufsteigende Griffel erfährt, auch die anderen Staubfäden gezerrt oder an die Blumenröhre gedrückt werden, was auf dieselben als Reiz einwirkt, durch den sie nun ebenfalls sich contrahiren, wobei wieder die Antherenröhre mit dem durch sie hindurchgehenden Griffel nach der anderen Seite gekrümmt wird; so kommt der ganze Geschlechtsapparat einer derartigen Röhrenblüthe in hin und herschwankende Bewegung.

Zum Zweck genauerer Studien thut man wohl, einzelne Blüthchen aus dem Capitulum herauszunehmen und die Corolle bis zum Ursprung der Filamente hinab wegzuschneiden oder die Corollenröhre, Staubfäden und

den Griffel über der Insertion der Filamente quer durchzuschneiden und den frei gemachten Sexualapparat in feuchter Luft mittelst einer Nadel zu befestigen. Haben sich hier die Filamente von dem durch die Operation gegebenen Reiz erholt, so sind sie nach außen convex oder auch concav vom Griffel hinreichend abstehend, um sich frei bewegen zu können. — Die Filamente sind nicht rund; ihr (bezüglich der Blüthe) radialer Durchmesser ist bedeutend kleiner als der tangentiale. Sie bestehen aus einem 3—4schichtigen Mantel langer, cylindrischer, durch gerade, dünne Querwände getrennter Parenchymzellen, umgeben von einer Lage ähnlich geformter Epidermiszellen (mit starker Cuticula), die an vielen Stellen zu Haaren auswachsen, deren jedes durch eine Längswand getheilt ist. Zwischen den Parenchymzellen liegen geräumige Intercellulargänge; die Mitte des Parenchyms ist von einem zarten Fibrovasalstrang durchzogen, der gleich der Epidermis von dem turgescirenden Parenchym stark gedehnt ist.

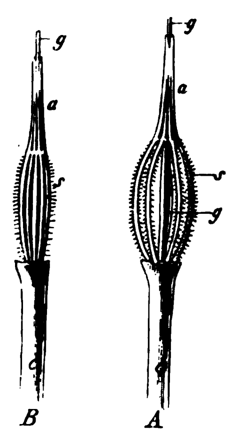


Fig. 374. Durch Entfernen der Corolle von Centaurea jacea sind die Staubfäden frei gelegt, die in *A* im reizempfänglichen, in *B* im contrahirten Zustand vergrößert dargestellt sind. *c* Corollenröhre; *s* Staubfäden; *a* Antherenröhre; *g* Griffel (vergrößert).

Berührt man bei dem zuerst genannten Präparat ein nach außen convex gebogenes, unten an der Corolle, oben an der Antherenröhre befestigtes Filament, so wird es gerade, also kürzer und legt sich an den Griffel an; geschieht dies bei allen Filamenten, so wird die beträchtliche Verkürzung derselben durch das Herabziehen der Antherenröhre bemerkbar; nach einigen Minuten verlängern sich die Filamente wieder, dabei convex nach außen sich wölbend, und sind dann wieder reizbar. — Benutzt man die zweite Art von Präparaten, wo die Filamente unten abgeschnitten frei beweglich sind, so überzeugt man sich leicht, dass jede Berührung derselben eine rasch erfolgende Krümmung bewirkt: berührt man die Außenseite, so wird diese zuerst concav, dann convex, berührt man die Innenseite, so wird diese concav, darauf zuweilen ebenfalls convex. Die Verkürzung des gereizten Filaments beginnt im Moment der Berührung, erreicht nach einiger Zeit ihr Maximum, worauf sogleich wieder die Verlängerung beginnt, die anfangs rasch, dann immer langsamer werdend fortschreitet.

Über die Mechanik dieser Bewegungen besitzen wir eine Untersuchung Pfeffer's, bei der vorwiegend die Filamente von Cynara Scolymus und Centaurea jacea als Objekt benutzt wurden. Das Folgende enthält die wichtigeren Ergebnisse.

Die Filamente der genannten Arten sind 4—6 mm lang; der tangentiale Durchmesser bei denen der Artischocke (Cynara) ist circa 0,42 mm, der radiale 0,2 mm; bei Centaurea circa 0,24 und 0,14 mm. Das axile Ge-

fäßbündel ist dünn und zart, die reizbaren Parenchymzellen bei Cynara 2—3mal, bei Centaurea 4—6mal so lang als breit; ihre Querwände rechtwinklig zur Längsaxe; alle Zellhäute, auch die des Stranges sind dünn, nur die Außenwände der Epidermis beträchtlicher verdickt. Der sehr reichliche Zellsaft der Parenchymzellen wird von einem Wandprotoplasma von mäßiger Mächtigkeit umschlossen, in welchem ein Zellkern liegt; das Protoplasma zeigt rotirende Strömung. Im Zellsaft ist ein wenig Gerbstoff und ziemlich viel Glykose gelöst.

Die Filamente sind ihrer ganzen Länge nach reizbar, d. h. sie können sich durch Berührung überall verkürzen. Durch besondere Vorrichtungen gelang es PFEFFER, die Verkürzungen bei 100- oder 200facher Vergrößerung zu messen. Die Verkürzungen können 8—22 % der Länge im ungereizten Zustand betragen, dabei findet eine Verdickung des Filamentes statt, die aber viel zu gering ist, um der Verkürzung mit bloßer Formänderung zu entsprechen, vielmehr auf eine sehr beträchtliche Volumenabnahme hinweist; diese Volumenabnahme wird durch Austritt von Wasser aus den Zellen in die Intercellularräume bedingt; aus diesen quillt es am Querschnitt des Filaments, wie PFEFFER direkt beobachtete, hervor, ähnlich wie bei den Organen der Mimosen. Sind die Intercellularen durch Injektion mit Wasser gefüllt, so sind die Filamente noch reizbar und die Auspressung des Wassers am Querschnitt in Folge einer Reizung ist dann noch deutlicher.

Die Filamente sind sehr dehnbar und dabei vollkommen elastisch; sie lassen sich bis auf das Doppelte ihrer Länge ausdehnen und ziehen sich dann wieder auf ihre ursprünglichen Dimensionen zusammen.

Im reizbaren Zustand ist der axile Strang und die Epidermis durch das schwellende Parenchym stark gedehnt, aber auch im gereizten Zustand, nach der Contraktion besteht noch eine ähnliche, wenn auch viel schwächere Spannung.

Nachdem wir nun die der unmittelbaren Beobachtung zugänglichen Momente der Reizbewegungen kennen gelernt haben, entsteht die Frage, worin denn nun eigentlich die Reizwirkung ursprünglich besteht. Wie schon in der vorigen Vorlesung, wo es sich um Lichtreize handelte, müssen wir auch hier wieder als das Hauptmoment im Auge behalten, dass das reizbare Organ, oder sagen wir jede seiner reizbaren Zellen, in hohem Grade turgescirt, dass in Folge einer Berührung oder Erschütterung diese Turgescenz plötzlich vermindert wird, was ein plötzlicher Wasseraustritt aus dem Innern der Zellen vermittelt. Die Frage spitzt sich also dahin zu: wie wird in Folge eines Reizes die plötzliche Wasserausstoßung aus den Zellen bewirkt.

Nach Allem, was wir über den Zustand turgescirender Zellen wissen, nach den plasmolytischen Untersuchungen von DE VRIES, den Darlegungen PFEFFER's und meinen eigenen Erwägungen und Untersuchungen kann es

kaum zweifelhaft sein, dass die Zellstoffwände selbst jederzeit für Wasser in hohem Grade filtrationsfähig sind, dass dagegen der Turgorzustand der Zellen davon abhängt, dass die Protoplasmawand dem endosmotisch eingesogenen Wasser selbst unter hohem Druck den Austritt nach außen hin verwehrt. Ein plötzlicher Austritt von Wasser aus turgescirenden Zellen kann also nur dadurch ermöglicht werden, dass diese Eigenschaft der Protoplasmawand sich ändert oder, mit anderen Worten, dass das bisher nicht filtrationsfähige Protoplasma in Folge des Reizes filtrationsfähig wird, also Wasser austreten lässt.

Es muss nun sogleich hinzugefügt werden, dass wir uns gegenwärtig keinerlei Vorstellung davon machen können, warum in Folge eines Reizes diese Veränderung des Protoplasmas eintritt und mit welchen molekularen Veränderungen sie verbunden ist; es muss uns einstweilen genügen zu wissen, dass die bisher beschriebenen äußerlich wahrnehmbaren Reizwirkungen durch die angedeutete Veränderung im Protoplasma selbst veranlasst werden und die Frage ist nun, wie durch diese letztere die Mechanik der Reizbewegungen zu verstehen sei.

Da ist nun in erster Linie zu beachten, dass mit dem Austritt des Wassers aus den Geweben eine entsprechende Volumenabnahme der letzteren verbunden ist. Daraus aber folgt, dass die Zellstoffwände selbst bei der Reizbewegung sich contrahiren müssen: in dem Maße, wie das unter hohem Druck in den Zellen stehende Wasser aus dem gereizten und filtrationsfähig gewordenen Wandprotoplasma ausfiltrirt, dringt es auch durch die Zellstoffwände selbst hinaus und diese ziehen sich dabei elastisch zusammen, woraus eben die beschriebenen Reizbewegungen unmittelbar folgen.

Man bemerkt, dass bei dieser Mechanik die Dehnbarkeit der Zellstoffwände eine wichtige Rolle spielt: zwar wird durch die Einwirkung des Reizes weder die Dehnbarkeit noch die Elasticität der Zellstoffwände verändert, wohl aber werden beide Eigenschaften in Aktion gesetzt. Damit in Folge der Reizbewegung des Protoplasmas eine Reizbewegung des Organs zu Stande komme, müssen die betreffenden Zellen im Ruhezustand durch den Turgor stark ausgedehnt sein, damit sie, wenn das Protoplasma plötzlich filtrationsfähig wird, sich in entsprechendem Maße contrahiren können, denn nur dadurch wird in Folge des Reizes die Bewegung selbst hervorgerufen.

Wir könnten uns ja auch denken, dass das Protoplasma, welches auf der Innenseite der Zellstoffwand einen geschlossenen Sack bildet, in Folge eines Reizes Wasser ausfiltriren lässt, sich dabei contrahirt, wie es bei der Plasmolyse gewöhnlicher nicht reizbarer Zellen geschieht, wo die vorher nur schwach gedehnte Zellstoffwand sich aber nicht in gleichem Maße contrahirt, so dass zwischen ihr und dem contrahirten Protoplasmaschlauch ein mit Wasser erfüllter Zwischenraum entsteht, wie in Fig. 189. Denken

wir uns nun, dass die eben genannte Veränderung des Protoplasmaschlauches in Folge einer Berührung, Erschütterung, plötzlicher Beleuchtung, elektrischer Störung oder sonst eines Reizes wirklich eintritt, dass aber die entsprechende Contraktion der starren Zellwand ausbleibt, so würde man äußerlich an dem Organ keine Bewegung wahrnehmen, obgleich die Protoplasmaschläuche gereizt worden sind und auf den Reiz faktisch reagirt haben. Daraus ist zu ersehen, wie bei den reizbaren Pflanzenorganen zwei wesentlich verschiedene Momente in Betracht kommen, einerseits die Wirkung des Reizes auf das Protoplasma, andrerseits die Dehnbarkeit und Elasticität der Zellstoffwand. Die Natur selbst bietet uns Beispiele für das hier nur als Fiktion angenommene Verhalten: bei den Spirogyren (Fig. 223 pag. 379) zieht sich zum Zweck der späteren Befruchtung der bisher der Zellwand dicht anliegende Protoplasmaschlauch zu einer rundlichen Blase zusammen, was offenbar nur dadurch möglich ist, dass das Zellsaftwasser durch seine Substanz nach außen tritt. Dabei löst sich aber der Protoplasmaschlauch von der Zellwand ab, wie bei einer plasmolytischen Parenchymzelle Fig. 189, weil die Zellwand selbst vorher nur wenig gedehnt war und dementsprechend auch nur eine geringe Contraktion erfährt. Wäre die Zellstoffwand einer solchen Spirogyrazelle vorher stark ausgedehnt gewesen und zöge sich nur der Protoplasmaschlauch mit Wasserausstoßung zusammen, so würde sich auch die Zellstoffwand zusammenziehen und die ganze Zelle würde den Eindruck eines reizbaren Organes machen. Offenbar könnten wir uns das Gewebe eines reizbaren Mimosenorgans oder eines Cynareenstaubfadens aus Zellen zusammengesetzt denken, welche denen der Spirogyra gleichen, dann würden in Folge eines Reizes die Protoplasmaschläuche derselben sich contrahiren, die Zellstoffwände aber unverändert bleiben und wir würden von einer äußeren Bewegung nichts wahrnehmen. Ja es ist nicht einmal unwahrscheinlich, dass die entsprechenden Vorgänge im gewöhnlichen scheinbar nicht reizbaren Parenchym der Pflanzen wirklich stattfinden, da wir ja wissen, dass in vielen Fällen bei Algen, Haaren u. s. w. durch bloßen Druck von außen her das Protoplasma sich contrahirt, ohne dass die Zellwände in gleichem Maße sich zusammenziehen.

Nur ganz flüchtig erwähne ich zum Schluss die reizbaren Staubfäden der Gattung Berberis. Dieselben, 6 an der Zahl, stehen im Kreis um den centralen Fruchtknoten herum und sind in der geöffneten Blüthe radial nach außen geschlagen. Eine leise Berührung auf der Innenseite bewirkt, dass das Filament plötzlich nach einwärts schnellt, so dass die Anthere auf die Narbe zu liegen kommt. Leitet man einen elektrischen von zahlreichen kleinen Elementen erzeugten Strom so durch die Blüthe, dass er der Länge nach vom Blüthenstiel durch den Fruchtknoten bis in die Narbe verläuft oder den umgekehrten Weg nimmt, dann findet man das merkwürdige Phänomen, dass jedesmal, wenn der Strom von der Narbe zum Blüthenstiel verläuft, eine Reizung sämmtlicher Staubgefäße erfolgt, während ein

entgegensetzt gerichteter Strom keine Reizung bewirkt. Ich habe diese Thatsache schon 1878 aufgefunden, seitdem jedoch nicht Gelegenheit gehabt, sie weiter zu verfolgen; es wäre gewiss nicht uninteressant zu wissen, ob ein ähnliches Verhalten auch bei anderen reizbaren Organen stattfindet.

Die reizbaren Staubfäden von Berberis weichen in ihrer Mechanik von denen der Cynareen beträchtlich ab, vor Allem darin, dass sie nur auf der Innenseite, nicht auf der Außenseite reizbar sind; wichtiger aber scheint, dass das reizbare Parenchym keine Intercellularräume enthält; zwischen den übrigens dünnwandigen Zellen findet sich reichlich sog. Intercellularsubstanz von quellungsfähiger Beschaffenheit. — Eine Berührung der Innenseite des Filaments bewirkt eine Krümmung desselben in seiner ganzen Länge, und Pfeffer gelang es auch hier zu zeigen, dass, wenn das Filament quer durchschnitten ist, durch Reizung eine Auspressung von Wasser am Querschnitt stattfindet.

Der Schwerpunkt des physiologischen Interesses an den bisher beschriebenen Reizerscheinungen fällt allerdings in die Erkenntniss der sie bewirkenden inneren Vorgänge, die wir bis zum Protoplasma zurückverfolgen konnten, so zwar, dass wir als das eigentlich reizbare eben das Protoplasma erkannten, wogegen der äußere Effekt, die Reizbewegung selbst, vorwiegend von der Dehnbarkeit und Elasticität der Zellstoffwände abhängt. Nach einer ganz anderen Richtung physiologischer Forschung führt uns aber die Frage nach dem Nutzen, den die betreffenden Pflanzen von diesen merkwürdigen Einrichtungen ziehen. Für die Dionaea muscipula und die freilich auffallend anderen Einrichtungen der Drosera wurde bereits in der XXIV. Vorlesung das darauf Bezügliche mitgetheilt und auch hervorgehoben, dass die sehr complicirten Reizwirkungen bei diesen Pflanzen doch immerhin nur einen ziemlich unbedeutenden Effekt für die gesammte Ernährung derselben zu haben scheinen. Anders steht es wahrscheinlich mit den reizbaren Staubgefäßen, deren Reizbewegungen offenbar darauf berechnet sind, durch Insekten, welche die Blüthen des Honigs wegen besuchen, ausgelöst zu werden, bei welcher Gelegenheit je nach den übrigen Einrichtungen der Blüthe der Blüthenstaub aus den Antheren an dem Insektenkörper hängen bleibt, um später auf der Narbe einer anderen Blüthe abgestreift zu werden; die Reizbarkeit tritt hier also in den Dienst des Fortpflanzungsgeschäftes, während bei anderen Blüthen eben andere Einrichtungen dem gleichen Zwecke dienen.

Meines Wissens hat bis jetzt noch Niemand den Nutzen der Reizbarkeit der Mimosenblätter zu erklären versucht; ich glaube jedoch in der Lage zu sein, einen solchen angeben zu können. Wiederholt hatte ich nämlich Gelegenheit zu beobachten, dass nach heftigem Hagelwetter, wo dicht neben meinen Mimosen vor den Fenstern oder im freien Land Pflanzen der verschiedensten Art und selbst robuste Gewächse von den Hagelkörnern zerschlagen wurden, die Mimosen trotz ihrer Zartheit ganz unbeschädigt

amen; wenige Minuten nach dem Unwetter breiteten sie ihre Blätter ganz unbeschädigt aus. Die Sache ist leicht erklärlich. Schon das agen der ersten Regentropfen oder einzelner kleiner Hagelkörner t, dass sämmtliche Mimosenblätter in den gereizten Zustand ver- wobei die primären Stiele schlaff herabhängen, während die Doppel- der Blättchen sich wie Messerscheiden zusammenlegen; die nunmehr herabhängenden Blätter können selbst von starken Hagelkörnern n werden, ohne Schaden zu nehmen, weil sie den Schlägen wie herabhängende Fäden ausweichen, während steife Blätter durch- oder ihre turgescenten Stiele, eben weil sie Widerstand leisten, nt werden. Diese Wirkung wird bezüglich der Blattspreite noch irksamste unterstützt dadurch, dass die zusammengelegten secun- Stiele und Blättchen nur in einem ganz besonders unglücklichen on einem Hagelkorn getroffen werden könnten. Ähnlich wie gegen gel mag dieses an das Zusammenziehen vieler Thiere bei drohender erinnernde Verhalten auch wohl bei anderen Gelegenheiten von sein, etwa dann, wenn größere Thiere den Standort der Mimosen n, wo zugleich noch die sehr kräftigen Stacheln rechts und links jeder Blattbasis zur Abwehr dienen; auch müssen beiderlei Ein- gen es den pflanzenfressenden größeren Thieren erschweren und en, das Mimosenlaub als Nahrung zu benutzen. Eine genauere Ein- äre freilich erst in der ursprünglichen Heimath dieser Pflanzen durch ige Beobachtung ihres Verkehrs mit der Außenwelt zu gewinnen. tzen freilich kann in den angedeuteten Fällen die Reizbarkeit der ätter nur dann sein, wenn sie in hohem Grade empfindlich sind. e sehr schwer, einen derartigen Nutzen bei den wenig reizbaren, i heftigen Stößen und Erschütterungen langsam sich zusammen- en Laubblättern unseres Sauerklees, unserer Robinia und mancher Pflanzen nachweisen zu wollen.

Anmerkungen zur XXXVII. Vorlesung.

1) Eine zusammenfassende Darstellung der Reizbewegungen der Mimosenblätter auf Grund eigener ausgedehnter Untersuchungen und mit Berücksichtigung des bis dahin Bekannten habe ich in meiner Experimental-Physiologie 1865 p. 479 gegeben und dabei zuerst den Nachdruck auf die Thatsache gelegt, dass es sich um Verschiebungen des Wassers in den Geweben handelt.

2) Sehr ausführliche Untersuchungen nicht nur über die Mimosen und Oxalisblätter, sondern auch über die Staubfäden der Cynareen und Berberis, gab PFEFFER in seinen »Physiologischen Untersuchungen«, Leipzig 1873. Mit Berücksichtigung seiner im Text genannten Resultate gab ich sodann eine erneute Darstellung der Reizerscheinungen überhaupt in der IV. Auflage meines Lehrbuchs 1874, p. 850—869, und im Wesentlichen enthält die vorausgehende Vorlesung nur einen Auszug aus meiner zuletzt genannten Bearbeitung, auf die ich den Leser betreffs mancher Punkte, die hier nur kurz berührt werden konnten, verweisen möchte.

3) BATALIN: »Mechanik der Bewegungen der insektenfressenden Pflanzen«, wo besonders ausführlich Drosera und Dionaea behandelt sind. Flora 1877, p. 33 ff.

4) KUNKEL: »Über elektromotorische Wirkungen an unverletzten lebenden Pflanzentheilen« in den Arb. d. bot. Inst. Würzbg. 1878. Bd. II, p. 1 und ferner: »Über einige Eigenthümlichkeiten des elektrischen Leitungsvermögens lebender Pflanzentheile«, 1879, ebenda p. 333.

5) Über die Staubfäden der Cynareen ist neben PFEFFER's schon genannter Arbeit besonders noch FRANZ UNGER: »Über die Struktur einiger reizbaren Pflanzentheile«, Bot. Zeitung 1872, p. 113, zu vergleichen.

XXXVIII. Vorlesung.

Das Winden der Ranken und Schlingpflanzen.

Die große Mehrzahl der oberirdischen Laubsprosse ist durch ihre Fes-
it und die später zu beschreibenden geotropischen Eigenschaften in
Stand gesetzt, aufrecht sich zu halten, um ihre Assimilationsorgane
Licht entgegenzubreiten, ihre Blüthen den sie bestäubenden Insekten
)ar zu machen und ihre Früchte und Samen in der Höhe so auszubil-
dass sie leicht von der Mutterpflanze weggeschleudert, vom Wind oder
'hieren fortgetragen werden können.
Bei sehr vielen anderen Pflanzen dagegen sind die langen Sprossaxen
ınn und zu biegsam, um sich selbst unter der Last der von ihnen ge-
nen Organe in jener aufrechten Stellung erhalten zu können, obgleich
ie im Allgemeinen dieselben Vortheile daraus erwachsen, wenn sie
nehr und mehr emporrichten. Sie erreichen dies aber durch ganz an-
Mittel: nicht durch einfache Aufrichtung, sondern dadurch, dass sie
:rn.
Aber auch die Kletterpflanzen unterscheiden sich wieder durch ihre
ısgewohnheiten und durch die Art, wie sie klettern: unsere Brom-
n z. B. und die zuweilen 100 m langen fingerdicken Sprosse der
ıalmen (Calamus) werfen sozusagen ihre langen Triebe auf Gebüsche
Baumäste, an denen sie mit ihren Haken hängen bleiben. Viel voll-
ıener ist als Kletterpflanze schon der Epheu und manche andere orga-
. Die langen dünnen Sprossaxen des Epheu's legen sich fest an eine
', einen Baumstamm oder Felsen, wachsen dann vollkommen senk-
oder wenn es Seitensprosse sind, schief an der Oberfläche dieser
ən hin und befestigen sich durch zahlreiche kleine Haftwurzeln an
erticalen Flächen, an denen sie emporklettern.
Nach einem ganz anderen Princip sind die Schlingpflanzen zum Klet-
eingerichtet: bei ihnen, z. B. unserem Hopfen, den Windenarten
olvulus) u. a. windet sich die, wenigstens anfangs, dünne geschmei-
Axe der Laubsprosse um einen vertical oder schief aufrecht stehen-

den, im Allgemeinen nur dünnen Körper, einen dünneren Baumstamm, um die Äste von Sträuchern oder bei kleineren Schlingpflanzen, wie bei unserer Ackerwinde, um gewöhnliche Grashalme und aufrechte Blüthenstengel von Wiesenpflanzen u. s. w.

Als die am vollkommensten ausgerüsteten Kletterpflanzen, bei denen ganz besondere, ausschließlich zum Klettern bestimmte Organe vorhanden sind, dürfen wir aber die **Rankenpflanzen** betrachten; auch sind die Eigenschaften derselben besser als bei allen anderen Kletterpflanzen bekannt und sie mögen daher zuerst hier betrachtet werden.

Abweichend von dem alltäglichen Sprachgebrauch, der häufig lange Sprosse, wie die des Epheu's, als Ranken bezeichnet, verstehen wir Botaniker unter diesem Ausdruck dünne, lange, fadenförmige Organe, welche sich, wenn sie typisch entwickelt sind, durch einen sehr hohen Grad von Reizbarkeit und zwar für dauernde Berührung mit einem festen Körper auszeichnen. Durch diese Eigenschaft sind die Ranken befähigt, einen dünnen Stab, den Stengel oder Halm einer anderen Pflanze, die Zweige eines holzigen Strauches u. s. w. fest zu umwickeln, etwa so wie man einen Bindfaden oder dünnen Draht um einen Bleistift wickeln kann, sich selbst auf diese Weise also festzubinden und so, indem es zahlreiche Ranken eines Sprosses thun, auch diesen an fremden Körpern zu befestigen und ihn emporklettern zu lassen; die Sprossaxe verhält sich dabei ganz passiv; eine Rankenpflanze klettert ungefähr in der Art wie etwa ein Turner, ohne den Gebrauch seiner Füße, mit den Händen hängend, an den Sprossen einer Leiter oder den Ästen eines Baumes emporklimmt, nur freilich mit dem großen Unterschied, dass jede einmal festgeklammerte Ranke bleibt, wo sie ist, während am Kopftheil des kletternden Sprosses immerfort neue Greiforgane heranwachsen, um höher liegende Stützen zu ergreifen (Fig. 375).

Als die vollkommenst organisirten Rankenpflanzen können wir unseren Weinstock und die ganze Familie, zu der er gehört, ebenso die Kürbispflanze und alle ihre Verwandten, die Cucurbitaceen, endlich auch die Passifloren betrachten.

Mustert man eine Weinrebe, so findet man gegenüber nicht allen, aber vielen Blättern, aus der Sprossaxe entspringend, die gabelartig verzweigten, nicht selten 20—30 cm langen und 2—3 mm dicken Ranken, die sich um jeden sie berührenden Körper, auch um die Laubblätter des eigenen Sprosses winden und festklammern; die Ranken des Weinstocks sind gleich denen des wilden Weins (Ampelopsis hederacea) im Grunde metamorphosirte Sprosse, da sie an der Basis einer jeden Auszweigung ein kleines Blättchen besitzen. Sie sind außerdem noch dadurch merkwürdig, dass sie nicht aus den Axeln der Blätter, sondern genau auf der dem Blatt entgegengesetzten Seite der Sprossaxe entspringen, worüber sich die deutschen Morphologen sehr unnöthige Sorgen gemacht haben, weil dies dem

sogenannten Princip der Axillarität nicht entsprechen will. Physiologisch merkwürdig aber ist die Thatsache, dass zwischen den Ranken des Weinstocks und seiner Verwandten und den Blüthenständen jede Art von Übergangsbildungen vorkommt. Man braucht nur einige Dutzend Weinreben zu untersuchen, um Ranken zu finden, welche bei sonst vollkommenem Rankencharakter an einzelnen Gabelzweigen ein Paar Blüthen tragen; bei

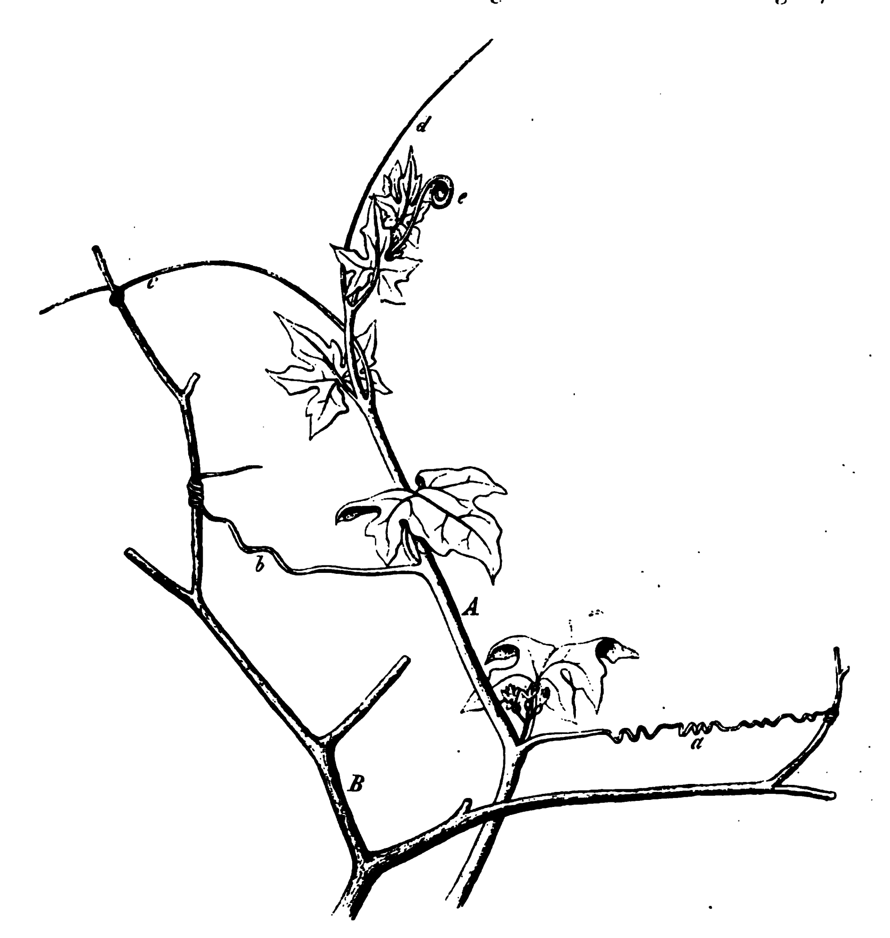


Fig. 375. Mit Ranken *a*, *b*, *c*, *d* kletternder Spross *A* der Zaunrübe (Bryonia dioica); *B* ein als Stütze dienendes trockenes Reis.

anderen verwandelt sich ein Theil der Ranke in eine kleine Weintraube, neben der noch ein oder zwei Rankenfäden übrig sind; bei wieder anderen Exemplaren sind alle Grade der Umwandlung in vollständig entwickelte Weintrauben wahrzunehmen: man kann also sagen, die Ranken des Weinstocks und seiner Verwandten sind Blüthenstände, welche mehr oder weniger oder ganz unfruchtbar geblieben sind und dafür die Eigenschaften

von Kletterorganen angenommen haben, und Ähnliches lässt sich auch von den Passifloren und manchen weniger bekannten Pflanzen (Cardiospermum) aussagen. Die Ranken der kürbisartigen Pflanzen entspringen rechts oder links neben den Blattstielen aus der Sprossaxe, zeichnen sich bei dem Kürbis, dem Flaschenkürbis (Lagenaria), bei Sicyos und Bryonia (Zaunrübe) u. a. durch ihre enorme Länge, zuweilen bis zu 30 selbst 40 cm und geringe Dicke aus; beide Eigenschaften machen sie zu äußerst wirksamen Kletterorganen; von den Ranken anderer Pflanzen unterscheiden sie sich noch besonders dadurch, dass sie in der Jugend und wenn sie aus der Blattknospe des Sprosses hervortreten, in Form einer Schneckenlinie dicht zusammengerollt sind und zwar so, dass ihre Außenseite convex ist; erst bei weiterer Entwicklung entrollt sich die Schnecke von unten nach oben an der Ranke fortschreitend, bis diese ihrer ganzen Länge nach ungefähr gerade geworden ist. Die Ranken anderer Pflanzen sind von vornherein mehr oder weniger gerade, d. h. nicht eingewickelt.

In den genannten Beispielen haben wir die eigentlich typischen Ranken vor uns. In anderen Fällen dagegen sind es besonders ausgebildete und mit besonderer Reizbarkeit begabte Theile von Blättern, welche ebenfalls mehr oder weniger fadenförmig und für Berührung reizbar die Haupteigenschaften der Ranken annehmen. Bei vielen Clematis-Arten, bei der Kapuzinerkresse (Tropaeolum), bei Maurandia, Lophospermum, Solanum jasminoides u. a. ist der Blattstiel selbst die Ranke, wie unsere Fig. 376 zeigt; bei dem Erdrauch (Fumaria officinalis) und der damit verwandten Corydalis claviculata ist das ganze, in feine schmale Riemen verzweigte Blatt für Berührung reizbar und im Stande, seine einzelnen Theile um dünne Körper zu winden; bei Gloriosa Blandii und Flagellaria Indica dient die über die einfache breite Blattspreite hinaus verlängerte Mittelrippe als Ranke, und ähnlich ist es bei den Kannenpflanzen Nepenthes, bei denen jedoch am Ende der Ranke, nachdem sie sich um eine Stütze geschlungen hat, schließlich die früher beschriebene Kanne entsteht (vgl. Fig. 247, pag. 457). Bei vielen Bignonien, Cobaea scandens, bei unserer Erbse und ihren Verwandten, den Wickenarten u. s. w. verwandelt sich der vordere Theil des gefiederten Blattes in sehr dünne fadenförmige, bei den erstgenannten vielfach verzweigte Ranken und bei Lathyrus aphaca ist sogar das ganze Blatt durch eine Ranke ersetzt.

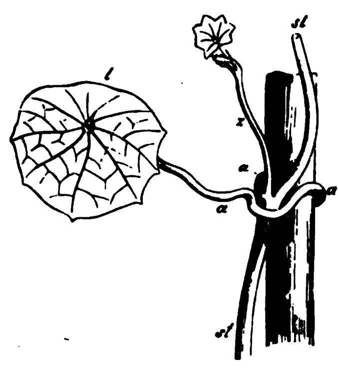


Fig. 376. Tropaeolum minus; der lange Stiel *a*, *a*, *a* des Laubblattes *l* ist für dauernde Berührung empfindlich und hat sich um eine Stütze und um den eigenen Stamm *st* so gewunden, dass dieser an jene festgebunden erscheint; *z* der Axelspross dieses Blattes.

Die Rankenpflanzen, von denen schon Hugo von Mohl (1827) 465 Ar-

ten kannte, deren Zahl aber gewiss bei Weitem größer ist, kommen wesentlich nur unter den monocotylen und dicotylen Blüthenpflanzen vor, obgleich manchen Kryptogamen ähnliche Organe gerade nicht fehlen; am reichlichsten sind sie aber bei den Dicotylen vertreten, bei denen ja überhaupt die Theilung der physiologischen Arbeit den höchsten Grad erreicht. Die Rankenbildung ist für gewöhnlich keineswegs einem ganzen größeren Verwandtschaftskreise eigen: bei den Cucurbitaceen, Ampelideen (den Verwandten des Weinstocks) und den Passifloren ist dies allerdings der Fall, sonst sind es aber gewöhnlich nur einzelne Gattungen in einer Familie, nur einzelne Arten in einer Gattung, welche Ranken bilden, was übrigens von allen Kletterpflanzen gilt: unter den Verwandten des Epheus ist es auch nur dieser, der in seiner Weise klettert, und dass es bei den Schlingpflanzen geradeso ist, zeigt schon die sehr nahe Verwandtschaft des Hopfens mit dem Hanf, von denen der erstere eine typische Schlingpflanze, der letztere eine steif aufgerichtete, nichts weniger als schlingende Art ist. Ähnlich wie bei den Kletterpflanzen sind ja auch sonst die physiologischen Eigenschaften von der systematischen Verwandtschaft unabhängig: in der Gattung Ranunculus z. B. finden wir untergetauchte oder schwimmende Wasserpflanzen neben Sumpf- und Trockenlandpflanzen, bei den Orchideen gewöhnliche Landpflanzen mit oder ohne Chlorophyll und in den Tropenländern baumbewohnende Epiphyten, deren Luftwurzeln als Klammerorgane dienen. Es mag dies hier nebenbei dem Leser zeigen, bis zu welchem Grade unabhängig die systematische oder phylogenetische Verwandtschaft von den physiologischen Einrichtungen und umgekehrt sein kann. Doch kehren wir jetzt wieder zu der ausschließlich physiologischen Betrachtung der Rankenpflanzen zurück.

Die auszeichnenden Eigenschaften der Ranken sind um so vollkommener ausgebildet, je ausschließlicher sie dem einen Zwecke des Kletterns als Befestigungsorgane dienen, je weniger sie also von der sonstigen Natur der Blätter oder Stengeltheile an sich haben, mit einem Wort, je vollkommener die Metamorphose durchgeführt ist. Dahin gehören vor Allem die einfachen oder verzweigten fadenförmigen Ranken der Cucurbitaceen, der Ampelideen und Passifloren. Eine derartige, typisch entwickelte Ranke zeigt Fig. 375a im ausgewachsenen Zustand, nachdem sie mit dem Gipfeltheile eine Stütze umfasst und sich dann eingerollt hat. Das hier Mitzutheilende bezieht sich vorwiegend auf solche echten Ranken.

Die charakteristischen Eigenschaften der Ranken entwickeln sich, wenn sie aus dem Knospenzustand völlig herausgetreten, etwa drei Viertel ihrer definitiven Größe erreicht haben; in diesem Zustande sind sie gerade ausgestreckt, der sie tragende Sprossgipfel macht meist revolutive Nutationen, die Ranke selbst zeigt die gleiche Erscheinung, indem sie sich ihrer ganzen Länge nach (ausgenommen meist die steife Basalportion und die hakenförmige Spitze) so krümmt, dass der Reihe nach die Oberseite, die rechte, die

Unter- und Linksseite convex wird; Torsionen treten nicht ein. Während dieser kreisenden Nutation ist die Ranke im raschern Längenwachsthum begriffen und für Berührung reizbar; d. h. jede mehr oder minder starke Berührung auf der reizbaren Seite bewirkt eine concave Einkrümmung zunächst an der berührten Stelle, von wo aus sich die Krümmung nach oben und unten weiter verbreitet. War die Berührung eine vorübergehende, so streckt sich die Ranke später wieder gerade. Der Grad der Reizbarkeit[1]) ist nach den Arten sehr verschieden: bei Passiflora gracilis genügt der Druck eines Miligramms, um in kurzer Zeit (25 Secunden) die Krümmung zu bewirken, bei anderen sind 3—4 Milligramm Druck nöthig, und die Krümmung erfolgt später (nach 30 Sec. bei Sicyos); die Ranken anderer Arten krümmen sich nach leichter Reibung einer Stelle binnen einigen Minuten, bei Dicentra thalictrifolia nach einer halben Stunde, bei Smilax erst nach mehr als einer Stunde, bei Ampelopsis noch langsamer. Die Krümmung auf der berührten Seite steigert sich eine Zeit lang, steht dann still und nach einiger Zeit (oft nach Stunden) streckt sich die Ranke wieder gerade, in welchem Zustande sie abermals reizbar ist. Ranken, deren Gipfel leicht eingekrümmt ist, sind nur auf der concaven Unterseite reizbar; andere, wie die von Cobaea und Cissus discolor, sind es auf allen Seiten; bei Mutisia clematis sind Unterseite und Flanken reizbar, nicht die Oberseite.

Während des Zustandes der kreisenden Nutation und Reizbarkeit erreicht die Ranke binnen einigen Tagen ihre volle Länge; die Revolutionen hören auf, die Reizbarkeit erlischt, und, je nach den Arten, erfolgen nun weitere Veränderungen; bei manchen bleiben die unbeweglich gewordenen, ausgewachsenen Ranken gerade, sie verkümmern und fallen ab, z. B. bei den Bignonien, Vitis, Ampelopsis. Häufiger ist, dass die Ranken sich bei dem Erlöschen des Längenwachsthums von der Spitze anfangend und zur Basis hin fortschreitend langsam mit der Unterseite concav einrollen, so dass sie zuletzt eine Schneckenlinie (Cardiospermum, Mutisia), gewöhnlicher eine nach oben conisch verengerte Schraube (Korkzieherform) darstellen, in welchem Zustand sie dann vertrocknen (Cucurbitaceen, Passifloren u. a.).

Diese Vorgänge sind jedoch als abnorme zu betrachten, insofern die Ranken dabei ihre Bestimmung verfehlt haben, die darin besteht, dass sie während des reizbaren Zustandes, wo sie noch im Wachsen begriffen sind, vermöge ihrer kreisenden Nutation mit einer Stütze in Berührung kommen; geschieht dies mit einer reizbaren Seite, so erfolgt an der Berührungsstelle eine Einkrümmung, die sich auch auf die benachbarten, nicht berührten Stellen der Ranke fortsetzt, so dass nach einiger Zeit, je nach Umständen nach einigen Minuten oder Stunden eine Schlinge entsteht, welche jedoch der Stütze, wenn diese sehr dünn ist, keineswegs fest anliegt, sie vielmehr nur an einem Punkte der Concavität berührt; die fortgesetzte Berührung an dieser Stelle steigert jedoch die Reizwirkung mehr und mehr, die

Schlinge verengert sich, bis sie in einem vollen Umlauf sich fest an die Stütze angeschmiegt hat; natürlich wird dadurch der Berührungsreiz nur noch gesteigert, das freie Ende der Ranke krümmt sich noch weiter und legt sich nach und nach in immer neuen Windungen um die Stütze, bis auch das äußerste freie Ende der letzteren fest anliegt. Je näher die zuerst berührte Stelle nach der Rankenbasis hin liegt, desto zahlreicher werden die Umwindungen der Stütze, desto haltbarer die Befestigung, doch genügen auch schon wenige Umwindungen der Stütze mit dem Ende der Ranke, um diese letztere mit namhafter Kraft zu befestigen.

Die zwischen der Basis der Ranke und ihrem Befestigungspunkt an der Stütze liegende Rankenstrecke kann sich selbstverständlich nicht um die Stütze schlingen, obgleich sich der Krümmungsreiz auch auf diesen Theil der Ranke fortpflanzt; der Reizeffekt besteht nur darin, dass der zwischen Befestigungspunkt und starrer Basis liegende Theil der Ranke sich in Form eines Korkziehers oft mit sehr zahlreichen Windungen einrollt. Diese Einrollung ist wesentlich dieselbe, wie diejenige, welche bei den meisten Ranken, nachdem sie völlig ausgewachsen sind, aber keine Stütze gefunden haben, eintritt; sie unterscheidet sich aber durch zwei Momente von dieser spontanen Einrollung: zunächst dadurch, dass sie eben in Folge des Reizes jedesmal, nicht bloß bei manchen, sondern bei allen an einer Stütze befestigten Ranken eintritt; ferner dadurch, dass sie schon nach kurzer Zeit, mehrere Stunden oder einen Tag nach dem Ergreifen der Stütze, eintritt, in einer Periode, wo die Ranke noch völlig reizbar und in raschem Längenwachsthum begriffen ist, während die spontane Einrollung mit dem Erlöschen des Wachsthums und der Reizbarkeit zu Stande kommt; auch erfolgt die durch den Berührungsreiz eingeleitete korkzieherförmige Einrollung viel rascher als die freiwillige; beides wird leicht ersichtlich, wenn man



Fig. 377. Zaunrübe Bryonia dioica: *B* ein Stück der Sprossaxe, aus welchem neben dem Blattstiel *b* und der Knospe *k* die Ranke entspringt, deren unteres Stück *u* steif (nicht rankenartig), deren oberes Stück *x* sich um einen Zweig gewunden hat; der zwischen dem steifen Basalstück *u* und dem Stützpunkt *x* liegende lange Mitteltheil der Ranke hat sich schraubig gewunden und dabei das Stammstück *B* entsprechend gehoben; *w* und *w'* die Wendepunkte der Schraubenkrümmung.

an demselben Spross ältere nicht befestigte Ranken noch gerade, jüngere befestigte aber bereits eingerollt findet. Diese Einrollung an Stützen befestigter Ranken ist also in demselben Sinn wie das Umschlingen der Stütze selbst eine Reizwirkung, und nur die mechanische Unmöglichkeit, die Stütze ebenfalls zu umschlingen, zwingt den zwischen Stütze und Basis befindlichen Rankentheil, sich in dieser eigenthümlichen Form einzurollen. Gleich der Krümmung eines längeren Rankenstückes in Folge der Berührung eines einzigen Punktes ist auch diese korkzieherförmige Einrollung ein Beweis, dass der lokale Reiz längs der Ranke auf eine weite Strecke hin bis zu dem starren Basaltheile fortgepflanzt wird. Mit diesen Vorgängen ist jedoch die Nachwirkung des Reizes noch nicht beendigt; denn die an einer Stütze befestigten Ranken wachsen später oft auch sehr stark in die Dicke, sie verholzen, werden fest und haben eine längere Lebensdauer als diejenigen Ranken, welche ihren Zweck verfehlt haben. Sehr auffallend ist die langdauernde Nachwirkung bei den als Ranken fungirenden Blattstielen von Solanum jasminoides, wo der um die Stütze geschlungene Stiel zu 3—4facher Dicke anschwillt; geringer ist diese Wirkung bei den Ranken des Weinstocks, jedoch kommt es nicht selten vor, dass einige Wochen nach der Befestigung der Ranken der der Stütze fest anliegende Theil beträchtlich dicker wird als die nichtberührten Stellen. Das auffallendste derartige Beispiel liefern aber die Ranken des sogenannten wilden Weins, welche, wenn sie ihren Zweck verfehlt haben, völlig vertrocknen und abfallen, während die befestigten Ranken dicker werden, verholzen, und nachdem sie abgestorben sind, jahrelang zur Befestigung der Sprosse an ihren Stützen dienen. Bei vielen anderen Ranken ist freilich von dieser Nachwirkung wenig zu bemerken, dafür aber muss hinzugefügt werden, dass sich die das Wachsthum und gesammte Wohlsein befördernde Wirkung der Rankenthätigkeit auf die ganze Pflanze überträgt; wenn man viele Jahre lang Rankenpflanzen im Freien cultivirt, so kann man sich der Wahrnehmung nicht verschließen, dass diejenigen Exemplare, welche Gelegenheit haben, mit sehr zahlreichen Ranken sich an Sträuchern, Bindfäden, Drähten u. s. w. zu befestigen, weit kräftiger wachsen und gedeihen, als solche, die an ungeeigneten Stützen zwar emporklettern, aber doch nur mit wenigen Ranken befestigt sind.

Die Einrollung der befestigten Ranken unterscheidet sich noch durch eine andere Eigenschaft von der der spontan eingerollten; bei letzteren nämlich laufen alle Windungen der Schraube gleichsinnig in einer Richtung. Die Schraubenwindungen, der an der Stütze befestigten Ranke dagegen haben Wendepunkte (w, w' Fig. 377); zwischen je zwei solchen liegt immer eine Anzahl gleichsinniger Windungen, die denen zwischen den benachbarten Wendepunkten entgegengesetzt gerichtet sind; bei langen enggewundenen Ranken finden sich oft 5—6 Wendepunkte. Darwin hat schon darauf hingewiesen, dass man hier keine besondere Eigenschaft der Ranken

u sehen habe, noch weniger ist dies eine specifische Folge des Reizes; ielmehr ist das Auftreten der Wendepunkte eine mechanische Nothwenigkeit; wenn ein Körper, der sich einzurollen sucht, an beiden Enden be-stigt ist, so dass nicht wenigstens das eine Ende sich drehen kann, so üssen nothwendig bei der Einrollung entgegengesetzte Windungen auf-eten, um die mit den Windungen nothwendig verbundene Torsion aus-ugleichen. Man kann dieses Verhalten der befestigten Ranke dadurch nach-hmen, dass man auf einen schmalen, ausgedehnten Kautschukstreifen inen anderen nicht ausgedehnten festklebt; lässt man jenen frei, so zieht r sich zusammen und bildet die Innenseite einer Spirale, deren Außen-ite der nicht gedehnte Streifen darstellt. Fasst man nun beide Enden nd streckt den Doppelstreif zunächst gerade aus, nähert dann aber beide nden einander, so entstehen nun Schraubenwindungen nach rechts und nks, wie bei einer befestigten Ranke; lässt man das eine Ende frei, so etordirt sich der Streifen und rollt sich spiralig ein.

Alle hier genannten Bewegungen der Ranke finden, da sie Folgen des Vachsthums sind, nur dann statt, wenn die äußeren Bedingungen des Vachsthums günstig, und um so energischer, je günstiger sie sind: also ei kräftiger Ernährung, hoher Temperatur, großer Saftfülle, veranlasst lurch reichliche Wasserzufuhr bei geringem Transpirationsverlust. Diese Bedingungen vorausgesetzt, können die Ranken, wie ich gezeigt habe, auch im Finstern ihre Nutation und Reizbewegungen ausführen, Stützen umschlingen und sich einrollen (z. B. bei Cucurbita Pepo an Pflanzen, deren Gipfel in einem finsteren Recipienten fortwächst, ernährt durch grüne, am Licht befindliche Blätter).

Was nun die Mechanik der durch die Berührung bewirkten Reizkrümmungen (des Umwindens und der Einrollung befestigter Ranken), sowie der Einrollung freier Ranken betrifft, so ist es nicht zweifelhaft, dass es sich hier um Vorgänge des Längenwachsthums und seiner Veränderung durch quergerichteten Druck auf die schwächer wachsende Seite handelt. Die Ranken sind für Berührung oder Druck nur so lange reizbar, als sie in die Länge wachsen; eine vorübergehende Reizkrümmung wird zwar während des Wachsthums wieder ausgeglichen, ähnlich wie z. B. die durch Erschütterung (passive Beugung) wachsender Sprosse bewirkte Krümmung; dauert aber der Reiz an der Stütze längere Zeit, kommt es zur Umwindung, so wird die Längendifferenz der convexen und concaven Seite eine dauernde, nicht mehr zu reparirende. Die Zellen der convexen Seite sind entsprechend länger, als die der concaven (ähnlich wie bei abwärts gekrümmen Wurzeln und aufwärts gekrümmten Grasknoten); bei dicken und um lünne Stützen gewundenen Ranken ist die Längendifferenz so beträchtich, dass sie auf den ersten Blick ohne Messung auffällt, wie ich mich in erschiedenen Fällen überzeugte. Die neuen Untersuchungen von de Vries, er die noch geraden Ranken mit Quertheilungen versah und diese nach

der erfolgten Umwindung oder Einrollung maß, haben gezeigt, dass das Wachsthum der convexen Seite ausgiebiger, das der concaven geringer ist, als an gerade bleibenden Stellen derselben Ranke oberhalb und unterhalb der gekrümmten Stelle. Eine Ranke von Cucurbita Pepo z. B. wand sich um eine 1,2 Mm. dicke Stütze; nachdem die Krümmung vollendet war, betrug der Zuwachs an der gekrümmten Stelle für jeden Mm. ursprünglicher Länge auf der convexen Seite 1,4 Mm., auf der concaven nur 0,1 Mm.; das mittlere Wachsthum auf der beiderseits gerade gebliebenen Strecke dagegen betrug 0,2 Mm. Wenn das Wachsthum der ganzen Ranke zur Zeit der Berührung mit einer Stütze schon gering ist, so findet man zwar auch eine bedeutende Verstärkung des Längenwachsthums auf der convexen Seite; auf der concaven aber findet dann überhaupt keine Verlängerung oder geradezu eine Verkürzung statt, diese Verkürzung betrug bei einer Kürbisranke fast ein Drittel der ursprünglichen Länge.

Ähnliche Längenänderungen der convexen und concaven Seite beobachtet man bei der spontanen Einrollung, sowie an dem zwischen Stütze und Rankenbasis liegenden eingerollten Stück befestigter Ranken; da in diesen Fällen das Wachsthum der ganzen Ranke kurz vorher gewöhnlich gering ist, so ist hier auch die Verkürzung der concaven Seite eine sehr allgemeine Erscheinung (de Vries).

Die Gesammtheit dieser und mancher hier nicht beschriebenen Erscheinungen führt zu dem Resultat, dass durch den Druck der Stütze das Längenwachsthum der nicht berührten Seite gesteigert wird; diese drückt die berührte Seite hinüber, und bei der nun folgenden Krümmung wird die concave Seite zusammengedrückt, am Wachsthum verhindert oder geradezu verkürzt. Dass dabei zugleich eine Erschlaffung des Parenchyms der berührten Seite (durch Wasserabgabe an das Parenchym der Oberseite) und eine entsprechende elastische Contraktion ihrer Zellwände mitwirkt, ist mir wahrscheinlich; wenigstens scheint nur so die Verkürzung der berührten Seite bei schon langsam wachsenden Ranken erklärlich. In welcher Weise nun aber der leise Druck eines leichten Fadens oder der Druck der nutirenden Ranke auf eine Stütze diese Wachsthumsveränderungen nicht nur an der berührten Stelle, sondern der ganzen Ranke entlang bewirkt, bleibt einstweilen ganz unbekannt.

Die spontane Einrollung nicht an Stützen befestigter Ranken wird wohl nur dadurch bewirkt, dass die Oberseite noch einige Zeit lang sich verlängert, nachdem die Unterseite bereits zu wachsen aufgehört hat; die Zellen der fortwachsenden Oberseite entziehen wahrscheinlich (ähnlich wie die inneren Markschichten den äußeren, vgl. p. 699) denen der Unterseite einen Theil ihres Wassers, wobei diese sich verkürzen muss, während jene sich verlängert.

Nach späteren Untersuchungen von de Vries besteht die erste direkt wahrnehmbare Wirkung eines Reizes in der Zunahme des Turgors auf der

freien nicht berührten Oberseite der Ranke und erst in Folge dessen wird auch das Wachsthum dieser Seite beschleunigt.

Das eigentliche Problem ist also auch hier wieder wie bei den für Lichtreiz und Berührung empfindlichen Bewegungsorganen der Blätter die Frage, warum durch den Reiz die Turgescenzzustände auf den entgegengesetzten Seiten des Organs sich ändern und auch hier werden wir wieder darauf hingewiesen, dass es offenbar das Protoplasma ist, welches den Reiz zunächst empfängt und durch Veränderung seines Molekularzustandes den Turgor der Zellen sich ändern lässt. Im Princip, werden wir sagen können, ist die Reizwirkung bei einer Ranke dieselbe wie bei einem Bewegungsorgan der Mimose, nur dass es sich hier um eine dauernde, wenn auch sehr leichte Berührung handelt und dass die Veränderung der Turgescenz zu einer bleibenden durch Wachsthum vermittelten Veränderung des Gewebes führt.

Ohne auf die zahlreichen Fragen rein mechanischer Natur, welche sich an die Krümmungen der Ranken knüpfen, näher einzugehen, soll hier nur darauf hingewiesen werden, warum dicke Ranken nicht im Stande sind, sehr dünne Stützen zu umwinden. Vergleicht man Ranken, von denen die eine um eine dünnere, die andere um eine dickere Stütze gewunden ist, so leuchtet ein, dass bei jener die procentische Längendifferenz der Außen- und Innenseite eine größere sein muss als bei dieser; vergleicht man eine dicke und eine dünne Ranke, die um gleich dicke Stützen gewunden sind, so wird die procentische Längendifferenz der Außen- und Innenseite bei der dicken größer sein als bei der dünnen; denkt man sich nun die Stütze immer dünner werdend, so wird die procentische Längendifferenz für die dicke Ranke rascher wachsen als für die dünne, und es kommt nun darauf an, ob überhaupt das Längenwachsthum der beiden Rankenseiten jeden beliebigen Werth erreichen kann oder nicht. Die durch ungleiches Wachsthum erreichbare Längendifferenz der beiden Rankenseiten hat in der That ihre Grenze, wie die Erfahrung zeigt. Die dünnen Ranken von Passiflora gracilis winden sich fest um dünnen Seidenzwirn, die dicken Ranken von Vitis dagegen winden sich nur um Stützen, die wenigstens 2—3 Mm. dick sind. Die am stärksten gekrümmte Weinranke, welche ich auffinden konnte, hatte sich um eine 3,5 Mm. dicke Stütze festgewunden und zwar nur in einer fast kreisförmigen Windung; die mittlere Dicke der Ranke an dieser Stelle war 3 Mm. Die concave Seite eines Umgangs war daher nahezu 11 Mm., die convexe äußere Seite nahezu 29 Mm. lang, das Längenverhältniss beider Seiten also nahezu 1 : 2,6; wollte man dagegen dieser 3 Mm. dicken Ranke zumuthen, sich um eine nur 0,5 Mm. dicke Stücke zu winden, so hätte dann ein fast kreisförmiger Umlauf derselben auf der concaven Seite nur die Länge von 1,6 Mm., auf der convexen die Länge von 20,4 Mm.; die beiden Seiten würden sich also wie 1 : 13 verhalten müssen, und es scheint nicht, dass so beträchtliche Längendiffe-

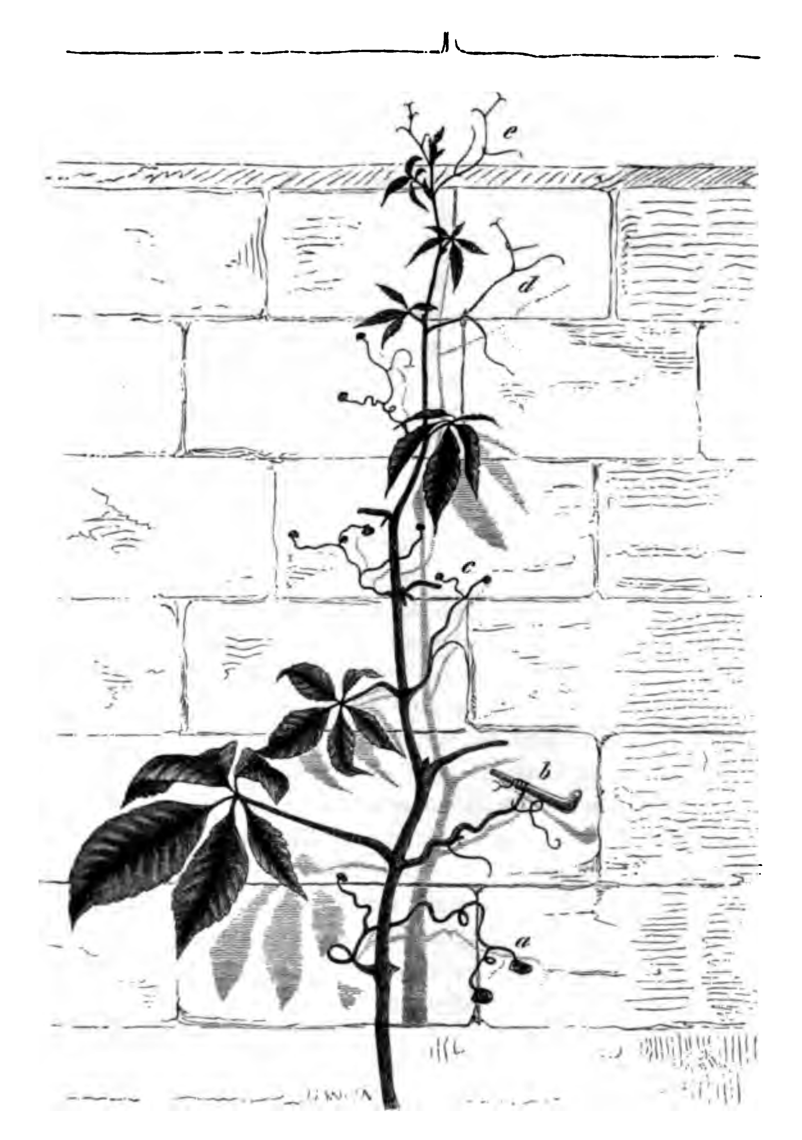
renzen der beiden Seiten einer Ranke durch Wachsthum möglich sind. Wäre dagegen die Aufgabe, sich um eine 0,5 Mm. dicke Stütze fest und in einer fast kreisförmigen Umschlingung zu winden, einer Ranke gestellt, die selbst nur 0,5 Mm. dick ist, so wäre nur erforderlich, dass die Innenseite eines Umgangs = 1,6 Mm., die Außenseite 4,7 Mm. lang wäre, dass somit das Längenverhältniss von Innen- und Außenseite wie 1 : 3 wäre.

Damit eine Ranke an ihrer Stütze fest hänge, genügt es nicht, dass ihre Windungen der Stütze einfach anliegen; sie müssen sich ihr vielmehr fest anpressen. Dass dies wirklich geschieht, zeigt sich, wenn man Ranken sich um glatte Stützen winden lässt und diese dann herauszieht, wobei die Windungen ihren Durchmesser sofort verengern und ihre Zahl vermehren (DE VRIES). Diese Thatsache zeigt zugleich, dass die durch Berührung einer Stütze gereizte Ranke bestrebt ist, eine Krümmung zu machen, deren Krümmungsradius kleiner ist als der der Stütze, vorausgesetzt, dass die Stütze nicht allzu dünn, die Ranke nicht allzu dick ist.

Sehr instruktiv in Betreff des Druckes, den die Rankenwindungen auf die Stütze ausüben, sind solche Fälle, wo dünne Blätter von kräftigen Ranken umschlungen und dabei zusammengedrückt, gefaltet werden.

Da die biologische Aufgabe der Ranken darin besteht, Stützen d. h. meist andere Pflanzen zu fassen und die dünnstengeligen Rankenpflanzen emporklettern zu lassen, so kommt es vor Allem darauf an, die Ranken mit Stützen in Berührung zu bringen; dies geschieht meist in wunderbar vollkommener Weise dadurch, dass zur Zeit ihrer Reizbarkeit nicht nur die Ranken selbst, sondern auch die sie tragenden Sprossgipfel kreisende Nutation besitzen, wodurch erzielt wird, dass jedes als Stütze brauchbare Objekt, welches sich irgendwo innerhalb des von der Ranke erreichbaren Raumes vorfindet, auch fast mit Sicherheit mit ihr in Berührung kommt. Der die Ranken tragende Sprossgipfel beschreibt meist elliptische aufsteigende Spirallinien, deren Umläufe in 1—5 Stunden vollendet werden. Wie den schlingenden Stämmen wäre auch den Ranken ein kräftiger positiver Heliotropismus, der sie von den Stützen oft entfernen würde, schädlich. Manche scheinen in der That nicht heliotropisch (Pisum nach DARWIN), bei anderen macht sich ein schwacher positiver Heliotropismus dadurch geltend, dass die kreisende Nutationsbewegung zum Licht hin rascher erfolgt als von diesem weg. Manche Ranken, wie in besonders ausgezeichneter Weise die von Ampelopsis hederacea (des wilden Weins) und Bignonia capreolata, haben die wunderbare Fähigkeit, an ihren Zweigspitzen, wenn diese mit harten Körpern längere Zeit in Berührung sind, breite Gewebepolster zu entwickeln, die sich wie Saugnäpfe an rauhe Oberflächen anlegen und es so möglich machen, dass die genannten Pflanzen an senkrechten Wänden, wo sie keine dünnen umwindbaren Stützen finden, emporklettern. In diesem Falle kommt es offenbar darauf an, dass die Ranken sich nach der als Stütze dienenden Wand hinwinden, um sich an dieser befestigen

önnen, und dies wird durch negativen Heliotropismus erreicht, der die
ken nach der durch die Belaubung beschatteten Wand hintreibt, wo sie



78. Das obere kletternde Sprossende des wilden Weins (Ampelopsis hederacea). — *b* eine Ranke, ch in gewohnter Weise um einen Nagel gewunden hat; *a*, *c* Ranken, die sich mit polsterförmigen ichsen oder Haltern an der Mauer befestigt haben; *d* eine Ranke im Zustand der Nutation, mit ihren Spitzen auf der Mauer herumtastend, noch ohne Halter; *e* junge Ranken.

vermöge ihrer Nutationen verschiedene, man möchte sagen, tastende
egungen ausführen, auf den Oberflächen hingleiten, sich in Vertiefungen
Ritzen mit Vorliebe einsenken und nun ihre Haftscheiben entwickeln.

Indem ich nun zu den **Schlingpflanzen**, die schon Eingangs dieser Vorlesung kurz charakterisirt worden sind, übergehe, hebe ich zunächst noch einmal hervor, dass es sich hier nicht um besondere aus der Sprossaxe entspringende Kletterorgane handelt, sondern um die Sprossaxe selbst, welche die Laubblätter und Blüthen trägt und zugleich befähigt ist, an Stützen emporzuklettern. Die Kunst der schlingenden Sprossaxen besteht aber darin, dass sie in Form einer Schraubenlinie eine aufrechte Stütze umschlingen, sich ihr so fest anlegen, dass sie durch die gegenseitige Reibung selbst unter dem Gewicht der anhängenden Theile an der Stütze hinreichend fest haften, um nicht an dieser wieder hinabzugleiten; letzteres geschieht thatsächlich auch bei den best ausgestatteten Schlingpflanzen, wenn die Oberfläche ihrer aufrechten Stütze z. B. einer Stange zu glatt ist, um eine starke gegenseitige Reibung zu ermöglichen. Aus diesem Gesichtspunkt wird es erklärlich, warum die meisten schlingenden Sprossaxen selbst eine sehr rauhe Oberfläche zu haben pflegen, die durch tordirte Kanten, Riefen, durch hakenförmig gebogene verkieselte Haare u. dgl. hergestellt wird; doch giebt es freilich auch Schlingpflanzen, deren Sprossaxe völlig glatt ist, wie z. B. bei Bowiea volubilis.

Eines der Hauptmomente, wodurch die schlingenden Sprosse sich von den Ranken unterscheiden, muss von vornherein scharf betont und wohl im Gedächtniss behalten werden: dass nämlich die Schlingpflanzen nur um aufrechte Stützen sich winden und an ihnen emporklettern. Dadurch unterscheiden sie sich ohne Weiteres von den Ranken, die sich sowohl um horizontale wie aufrechte Stützen, sowohl aufwärts wie abwärts winden können. Am besten scheint es, wenn die aufrechte Stütze einer Schlingpflanze geradezu vertical steht, doch ist damit nicht ausgeschlossen, dass sie nicht auch um schief aufgerichtete Stützen schlingen können; es scheint, dass diese selbst bis zu einem Neigungswinkel von 45° gegen den Horizont noch immer als günstig situirte zu betrachten sind, wogegen die Mehrzahl der Schlingpflanzen nicht mehr kräftig winden können, wenn ihre Stütze noch mehr zum Horizont geneigt ist, obgleich nicht geleugnet werden kann, dass unter besonderen Umständen manche Schlingpflanzen selbst horizontale Stützen mit einigen Windungen umschlingen können. Wir werden jedoch bei unseren weiteren Betrachtungen der Einfachheit wegen immer annehmen, dass wir es mit nahezu senkrechten Stützen zu thun haben.

Ein weiteres, schon der oberflächlichen äußeren Betrachtung auffallendes Moment liegt darin, dass die schlingenden Sprossaxen je nach der Species der Pflanze in einer bestimmten Richtung sich um die Stütze winden: der Hopfen, das Geisblatt (Lonicera caprifolium), einige weniger bekannte Pflanzen, wie Tamus elephantipes, Polygonum scandens u. a. winden, wie man zu sagen pflegt, rechts, d. h. von rechts unten nach links oben an der Stütze; die meisten Schlingpflanzen aber winden links, also

›n links unten nach rechts oben, wenn man sie sammt ihrer Stütze von ıßen betrachtet. So z. B. die Winden (Convolvulus und Ipomaea), der sterluzei (Aristolochia), unsere Gartenbohnen (Phaseolus) und von weni- ›r bekannten Pflanzen Thunbergia, Jasminum, Asclepias carnosa, Meni- ›ermum canadense u. a. Doch ist die Constanz in der Richtung des Win- ›ns nicht bei allen Arten vorhanden; bei Blumenbachia lateritia, einer zu ›n Loasen gehörenden Pflanze, kann man leicht beobachten, dass nicht ır verschiedene Sprosse desselben Stockes rechts oder links winden, ndern es kommt hier auch ganz gewöhnlich vor, dass derselbe Spross, ıchdem er einige Zeit rechts gewunden, ein Stück gerade aufwärts wächst, n dann links zu winden und umgekehrt; nach Charles Darwin findet hnliches auch bei Scyphantus elegans und Hibbertia dentata statt, doch nd dies seltene Ausnahmen.

Die ersten Internodien windender Sprosse, mögen diese aus dem Sa- en, wie bei der Gartenbohne, oder als Seitensprosse aus Wurzelstöcken, ie bei der Winde (Convolvulus), oder aus oberirdischen perennirenden heilen entspringen, wie bei dem Osterluzei (Aristolochia), haben noch icht die Fähigkeit zu schlingen, sie wachsen aufrecht ohne Stütze; erst ie nun folgenden Internodien desselben Sprosses sind im Stande, um eine tütze zu winden; sie verlängern sich zunächst sehr beträchtlich, während lie von ihnen getragenen Laubblätter sehr langsam heranwachsen, selbst 0—50 cm vom Gipfel entfernt befinden sich diese durch lange Internodien ;etrennten Blätter noch im Knospenzustand.

In Folge ihres eigenen Gewichtes neigen die langen Sprossgipfel seit- värts über, und in dieser Lage beginnt nun ihre rotirende Nutation oder evolutive Bewegung, welche ohne Mitwirkung äußerer Anstöße dadurch ıervorgerufen wird, dass die verschiedenen Längslinien am Umfang des sprosses fortschreitend stärker in die Länge wachsen, als die ihnen gegen- überliegenden Seiten. Dadurch erhält der freischwebende Gipfel eine ge- vöhnlich langgezogene Sförmige Krümmung, die aber eigentlich ein Stück 'on einer sehr langgezogenen weiten Spirale darstellt; dieser freischwe- ›ende Theil ist aber in beständiger Bewegung begriffen, durch welche der ›ipfel in einem Kreis oder einer Ellipse rings herumgeführt wird. Be- eichnet man eine Längslinie an diesem Theil der Sprossaxe mit einem chwarzen Strich, so dass derselbe z. B. bei einer rechtswindenden Pflanze vie dem Hopfen auf der convexen Seite liegt, während die Knospe nach üden zeigt, so findet man den Strich später, wenn die Knospe nach Westen in neigt, seitlich auf der nördlichen Flanke; geht dann der Spross nach orden hinum, so liegt der Strich auf der concaven, zeigt er später nach sten, so liegt er wieder seitlich an der nördlichen Flanke der Sprossaxe. iese rotirenden Nutationen vollenden sich bei rasch und kräftig wachsen- ›n Pflanzen in 1—2 Stunden, zuweilen auch schon in $^1/_2$ Stunde, so dass an bei lang überhängenden Sprossgipfeln die im Kreis herumschwebende

Bewegung an heißen Sommertagen direkt sehen kann; in anderen Fällen wird jedoch ein Umlauf erst nach vielen Stunden vollendet. Gewöhnlich sind 2—3 der jüngeren Internodien in kreisender Nutation begriffen, und da diese sich in verschiedenen Wachsthumszuständen befinden, so fällt die Nutationskrümmung des älteren mit der des jüngeren Internodiums meist nicht in eine Ebene. Indem sich neue Internodien aus der Knospe entwickeln, beginnen auch diese ihre Nutationsbewegung, während die älteren damit aufhören; an letzteren tritt dann eine neue Form der Bewegung hervor, nämlich die Torsion; d. h. die Kanten der älteren Internodien erfahren eine schraubenförmige Drehung um die eigene Wachsthumsaxe in der Art wie die einzelnen Fäden eines Bindfadens um die Längsaxe desselben gedreht sind. Ich will hier gleich bemerken, dass man diesen Torsionen eine viel zu große Bedeutung für die Theorie des Windens der Schlingpflanzen eingeräumt hat, wie schon daraus hervorgeht, dass manche Schlingpflanzen, wie z. B. Bowiea volubilis und die Cuscuta-Arten, keine derartige Erscheinung zeigen; auch treten die hier erwähnten Torsionen gewöhnlich erst ein, wenn die Sprossaxe bereits um eine Stütze herum fest gewunden ist; in anderen Fällen freilich gehen sie bis in die Nähe der Knospe. so z. B. bei dem Hopfen und den Winden (Convolvulus). Es ist nicht zu leugnen, dass durch diese Torsionen das Studium der Mechanik des Windens der Schlingpflanzen im höchsten Grade erschwert wird; aber andrerseits steht fest, dass sie nur als eine Nebenerscheinung zu betrachten sind, als eine Einrichtung, durch welche der bereits um die Stütze gewundene Stengel an dieser besser befestigt wird, und ich werde nachher noch auf eine andere nützliche Wirkung der Torsionen an noch nicht um eine Stütze gewundenen Sprossen hinweisen, ebenso aber auch, dass mit dem Winden selbst eine andere Torsion, die man gewöhnlich kaum bemerkt, nothwendig und selbstverständlich verbunden ist. Es wird gewiss zur leichteren Verständigung beitragen, wenn ich von all' diesen Torsionen vorläufig keine weitere Notiz nehme und nur einstweilen noch hinzufüge, dass die Richtung der revolutiven Nutation mit derjenigen der Torsionen und mit der die Stütze umwindenden Schraubenlinie bei allen Schlingpflanzen zusammenfällt.

Kehren wir nun zunächst wieder zu der rotirenden Nutation des frei überhängenden Gipfels zurück, so leuchtet ein, dass dieser, der gewöhnlich eine recht beträchtliche Länge, nicht selten von 50—80 cm besitzt, bei seinem Herumschweben im Kreise gelegentlich an eine Stütze, einen dünnen Baumstamm oder eine Stange u. dgl. anstoßen muss; gleich einer noch in ähnlicher Nutation begriffenen Ranke verhält sich der frei schwebende Gipfel einer Schlingpflanze etwa so, wie ein Mensch, der mit horizontal ausgestrecktem Arme nach allen Richtungen der Windrose um sich greift, um einen Gegenstand zu erfassen; in der That sucht auf diese Weise die Schlingpflanze eine Stütze zu erreichen, und wenn sie mit dem vorde-

Theil des schwebenden Gipfels an eine solche stößt, so krümmt sich hr der knospenwärts liegende Theil des Gipfels um sie herum und , eine Schraubenlinie beschreibend, hinauf. Die obersten Schraubenwin- ı, mit welchen der Sprossgipfel sich Stütze schlingt, sind gewöhnlich e horizontal; indem aber der Gipfel er Form immer weiter an der Stange kriecht, erfahren die weiter rückiegenden Internodien noch eine weierlängerung; durch diese werden its die obersten Windungen des es an der Stütze passiv hinaufgen, da sie derselben nur locker an- andrerseits werden die älteren ngsumläufe dabei steiler, mehr aufet; daher findet man ganz gewöhnumal an dünnen, glatten Stützen, e unteren, bereits völlig ausgewach- Theile der Sprossaxe in steilen langıen Windungen die Stütze umlaufen, d die obersten Windungen beinahe tal oder schief liegen, ihre Steigung ringe ist, um sich später, wenn sie 'erden, ebenfalls steiler aufzurich- eses Verhalten tritt besonders deut- vor, wenn dickere Sprossaxen, wie Hopfens oder der blauen Winde, um en oder Drähte winden; bei dicken ist es durch rein mechanische bedingt, dass auch die ausgewachälteren Windungen eine geringere t erlangen.

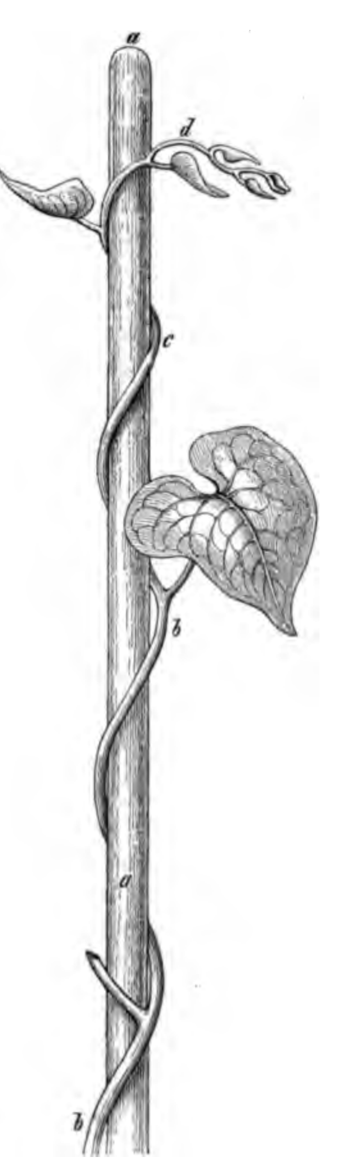


Fig. 379. Sprossgipfel b, c, d der blauen Winde (Ipomaea purpurea) um den Stab a a windend oder schlingend; Blüthen, Seitenknospen und Haare sind weggelassen.

s Knospenende des schlingenden s liegt nicht selten der Stütze, wenn inreichend dick ist, beständig dicht i dünneren Stützen gewahrt man dass die oberste Windung des Stennz lose um die Stütze herumliegt r nur an einem Punkte angedrückt. wieder anderen Fällen kann das nende scharf abwärts neben der Stütze oder selbst nach außen von ıinweg oder aufwärts gekrümmt sein, offenbar in Folge von Nutatio-

nen und Torsionen, welche an den oberen Theilen des schlingenden Stengels stattfinden.

Was nun die wahre Ursache des Windens und die Mechanik desselben anbetrifft, so ist darüber bis jetzt keine vollkommen klare Einsicht gewonnen worden: das Schlingen der Schlingpflanzen ist nicht so genau bekannt wie das Winden der Ranken, nicht einmal darüber stimmen die Ansichten überein, ob es sich bei den Schlingpflanzen ebenfalls um Reizbarkeit handelt. Bei so bewandten Umständen ziehe ich es vor, die wichtigsten Beobachtungsergebnisse zusammenzustellen, ohne eine Theorie zu entwickeln.

Ganz besonderes Gewicht lege ich zunächst auf die Thatsache, dass bei dem Winden der Schlingpflanzen ganz offenbar irgend eine Form des Geotropismus, d. h. der Einfluss der Gravitation, eine hervorragende Rolle spielt; dies ergiebt sich aus folgenden Beobachtungen. Ist eine Schlingpflanze, z. B. eine Gartenbohne oder Winde oder Hopfen, in einem Topf erwachsen und an einem Stab emporgeklettert und kehrt man nun die ganze Pflanze sammt ihrem Topfe um, so dass der Topf oben, der schlingende Gipfel der Pflanzen sich unten befindet, so lösen sich die jüngeren 2—3 Windungen des Sprosses von der Stütze ab, sie werden zuerst locker, dann wendet sich das Knospenende seitwärts, richtet sich auf und wächst neben dem Stabe wieder nach oben. Durch die bloße Umkehrung wird also die bereits stattgehabte Umwindung der Stütze wieder rückgängig gemacht, so weit es sich noch um wachsende Theile des Sprosses handelt; die völlig ausgewachsenen, um die Stütze gewundenen Theile werden jedoch nicht weiter afficirt.

Legt man eine im Topf erwachsene, mit Stütze versehene Schlingpflanze horizontal, so löst sich ebenfalls das Knospenende von der Spitze los, um sich zunächst vertical aufwärts zu richten, und dreht man den Topf sammt der Stütze Stunde für Stunde in einer den Windungen des Sprosses entgegengesetzten Richtung, so wickeln sich nach und nach die Theile des letzteren, soweit sie noch wachsthumsfähig sind, ab. Nebenbei bemerkt folgt aus diesen Beobachtungen von selbst, dass Schlingpflanzen (von besonderen Umständen abgesehen) weder in horizontaler, noch in abwärts gehender Richtung eine Stütze umwinden können, und es ist gewiss nicht zweifelhaft, dass das genannte Verhalten auf einem Einfluss der Gravitation beruht, der mit dem gewöhnlichen Geotropismus orthotroper Sprossaxen nicht ohne Weiteres zu identificiren sein dürfte.

Eine zweite Reihe von Thatsachen ist womöglich noch von größerer Bedeutung, da sie zeigen, dass schlingende Sprosse auch ohne eine Stütze ganz ähnliche schraubenförmige Krümmungen machen können, wie wenn sie eine Stütze umwinden; nur darauf kommt es an, dass sie irgendwie in einer aufrechten Stellung gehalten werden. HUGO DE VRIES befestigte (1873) die Endknospen schwebender Sprossgipfel der Gartenbohnen und verschiedener Winden (Pharbitis hederacea und Quamoclit luteola) an einem

dünnen Faden, den er mittels eines kleinen Gewichtes von 2—3 gr so über eine Rolle führte, dass der Sprossgipfel senkrecht aufwärts gezogen wurde. Im Verlauf einiger Tage bildeten sich Schraubenwindungen, und nachdem die hier in Betracht kommende Strecke des Gipfels ganz ausgewachsen war, beobachtete er an ihr zugleich Torsionen, jedoch die Zahl beider so, dass ein ursächlicher Zusammenhang zwischen ihnen ausgeschlossen war, geradeso, als ob die Sprosse um einen Stab gewunden hätten. — Auch befestigte DE VRIES schwebende Sprossgipfel mit ihrer bei der revolutiven Bewegung hinteren Seite mit Gummitropfen an einem Stab und erhielt eine halbe bis ganze Schraubenwindung.

Besonders lehrreich ist der Versuch mit dem Faden, den ich mit bestem Erfolg ebenfalls gemacht habe; es genügt, ein Gewicht anzuwenden, welches gerade hinreicht, den dünnen Sprossgipfel aufrecht zu spannen. Bei Polygonum dumetorum und Apios tuberosa erhielt ich auf diese Weise in 15—16 Stunden 1—2 volle Schraubenwindungen nebst Torsionen.

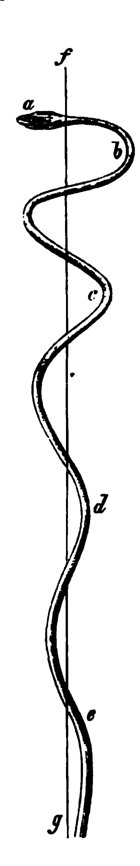


Fig. 380. Drei freie, ohne Stütze entstandene Windungsumläufe eines sehr kräftigen Sprosses von Menispermum canadense, welcher abgeschnitten in einem Glascylinder stand. — Die Windungen sind genau nachgebildet, dagegen Blätter, Blüthen und Haare weggelassen. — Die Linie *f g* soll nur den Verlauf der Windungen verdeutlichen.

Es handelt sich bei diesen Versuchen, wie DE VRIES bemerkt, nur um die Verhinderung der Nutationen, d. h. des kreisenden Schwebens des Gipfels. Es giebt aber noch verschiedene andere Ursachen, welche die Entstehung freier Windungen ohne Stütze begünstigen; vor Allem die dauernd aufrechte Stellung der wachsenden Sprosse. Sehr schön lässt sich dies constatiren, wenn man recht kräftige Sprossenden vom Hopfen, der rothen Winde (Ipomaea purpurea), von Menispermum Canadense, Dioscorea batatas u. s. w., welche im Freien erwachsen, noch keine Stütze gefasst haben und nahezu gerade oder lang Sförmig gekrümmt sind, in einer Länge von 20—30 cm abschneidet und sie in einen Glascylinder von 30—40 cm Höhe und 5—8 cm Weite stellt, auf dessen Boden einige Cubcm. Wasser sich befinden. In diesem Zustand wachsen die Sprosse kräftig fort, verlängern sich um 5—10 cm und im Verlauf von 2—3 Tagen bilden sich 2—4 volle Schraubenwindungen, die genau so aussehen, als ob der Spross um einen Stab von 1,5—3 Cm Durchmesser sich gewunden hätte. Dabei sind auch die oberen Theile der Windung (vgl. unsere Fig. 380) fast oder ganz horizontal; je weiter abwärts und älter die gewundenen Theile des Sprosses liegen, desto steiler und enger sind sie, genau so, als ob der Spross eine dünne Stütze umfasst hätte. Irgend ein

wesentlicher Unterschied ist nicht zu finden. Legt man nun den Glascylinder, in welchem ein solcher Spross enthalten ist, einfach horizontal auf den Tisch und dreht man denselben etwa alle Stunden in derselben Richtung um ein Viertel des Umfangs, so dass nach und nach alle Seiten des schraubenförmigen Sprossgipfels zeitweilig abwärts gekehrt sind, so wickeln sich die Schraubenwindungen wieder auf und der ganze Spross wird vollkommen gerade; es gelingt sogar, wenn man jetzt den Cylinder abermals senkrecht stellt, zum zweiten Male Schraubenwindungen an dem Spross entstehen zu lassen.

Aber auch wenn die Pflanzen im Freien sich selbst überlassen sind, bilden sich nicht selten, wie schon frühere Beobachter fanden, freie Windungen, die keine Stütze umfassen. Besonders häufig geschieht dies in der Art, wie unsere Fig. 381 es darstellt, wenn nämlich der schlingende Gipfel über den Stab hinauswächst, an dem er emporgeklettert war, und wenn dabei der nun freie Sprosstheil leicht und steif genug ist, sich aufrecht zu halten; ist er dagegen sehr biegsam und wächst er rasch in die Länge, so legt er sich horizontal und schief und beginnt kreisende Bewegungen zu machen, wobei keine engen Schraubenwindungen gebildet werden, sondern nur *S* förmige, weite Biegungen.

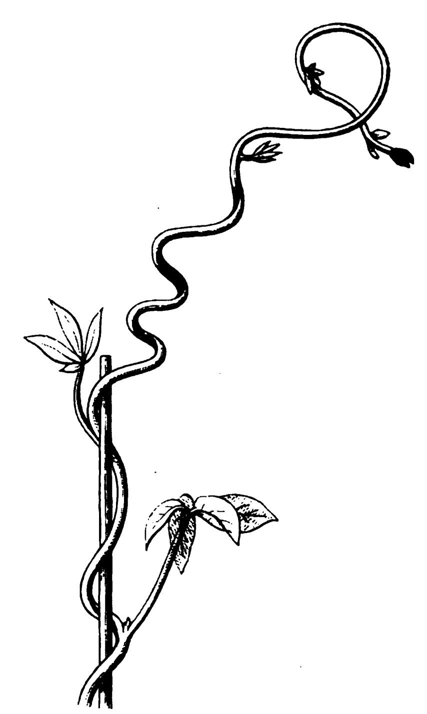


Fig. 381. Sprossgipfel von Akebia quinata über die Stütze hinausgewachsen und freie Windungen bildend.

Wir stoßen nun hier zunächst auf die Frage, warum die frei und horizontal schwebenden Sprosse keine Schraubenwindungen machen. Zunächst sahen wir schon, dass der Gipfel einer um einen Stab gewundenen Schlingpflanze, wenn man diesen horizontal legt und langsam dreht, sich von dem Stab von selber abwickelt, und vorhin sagte ich, dass auch die in einem Glascylinder entstandenen Schraubenwindungen wieder grade werden, wenn man das Ganze horizontal legt und langsam dreht. In derselben Lage befindet sich aber ein langer, dünner, schwebender Sprossgipfel; da die hintersten Theile desselben Torsionen machen, so wird dadurch der vordere geschmeidige Theil des Gipfels in eine passive Drehung versetzt, als ob man ihn an einer horizontal rotirenden Axe befestigt hätte — eine Bewegung, die ich aus Gründen, welche später ein-

leuchten, als Klinostatenbewegung bezeichnen will; vermöge dieser wird der überhängende, frei schwebende und nutirende Sprossgipfel in dieselbe Lage versetzt, wie eine im Topf erwachsene, um einen Stab schlingende Pflanze, wenn man dieselbe horizontal legt und langsam dreht, wobei sie sich von dem Stab wieder abwickelt.

Ich bin sogar überzeugt, dass die Verhinderung der Bildung von Schraubenwindungen an frei wachsenden Sprossen eben in Folge dieser Klinostatenbewegung für die Pflanze von großem Nutzen ist; würde nämlich jeder frei schwebende Spross Schraubenwindungen machen, dann wäre ihm für immer die Möglichkeit genommen, eine Stütze zu erfassen; so aber wird dies durch die Klinostatenbewegung verhindert, der Sprossgipfel behält eine Form, welche ihn befähigt, sobald er mit einer Stütze in Berührung kommt, dieselbe zu umschlingen.

Schon Darwin und de Vries erwähnen die leicht zu constatirende Thatsache, dass schwächlich wachsende Sprosse von Schlingpflanzen freie Windungen machen, die häufig die größte Ähnlichkeit mit alten, frei eingerollten Ranken haben und ich bin der Meinung, dass auch die Ursache in beiden Fällen wesentlich dieselbe sein dürfte: wie bei einer noch geraden, aber lebhaft in die Länge wachsenden Ranke ist auch bei den Sprossen der Schlingpflanzen, so lange sie sich noch verlängern, schon die Tendenz vorhanden, schraubenförmige Windungen zu machen, die aber eben in Folge des raschen Wachsthums nicht oder nur andeutungsweise zum Vorschein kommen; wird das Wachsthum aber geschwächt, geht es einem völligen Erlöschen entgegen, so hört zuerst die bei den Windungen concav werdende Seite ganz zu wachsen auf, während die gegenüberliegende als die überhaupt wachsthumsfähigere noch einige Zeit fortfährt, sich zu verlängern. Daher kommt es, dass nicht allzuselten auch lang herabhängende Sprosse, welche keine Stütze gefunden haben und deshalb in ihrem Wachsthum gelähmt sind, schließlich einige korkzieherförmige Windungen machen, um dann gänzlich zu verkümmern, wie ich oft genug bei Dioscorea batatas und Japonica gesehen habe. Allein viel häufiger ist es, dass schwächliche Sprosse, bevor sie ganz zu wachsen aufhören, zunächst ihre kreisenden Nutationen aufgeben, sich plötzlich geotropisch aufrichten und dann im Laufe mehrerer Tage 2—5 korkzieherförmige meist sehr enge und niedrige Windungen machen, worauf sie dann gänzlich zu wachsen aufhören. In diesem Fall sind es offenbar zwei begünstigende Momente, welche gleichsinnig zusammenwirken: einmal die vorhin angedeutete, den Ranken ähnliche Tendenz, überhaupt sich schraubenförmig einzurollen und andrerseits die durch die geotropische Aufrichtung gewonnene verticale Stellung, die schon bei kräftig wachsenden Sprossen das Zustandekommen freier Windungen hervorruft.

Es wird aber gewiss noch weiterer und sehr sorgfältiger Untersuchungen

bedürfen, aus diesen von mir eben nur als Thatsachen mitgetheilten Wahrnehmungen die mechanische Theorie des Schlingens abzuleiten.

Eine noch unentschiedene Frage ist es, ob die schlingenden Sprossaxen reizbar sind. Die Frage wurde von Mohl, dem wir die erste brauchbare Untersuchung der Schlingpflanzen verdanken, 1827 ohne gute Gründe bejaht, später von Darwin auf noch weniger gute Gründe hin verneint und nach der Untersuchung von de Vries schien auch mir die Frage negativ entschieden zu sein. Allein eine sorgfältigere Fassung des Begriffes Reizbarkeit giebt der Sache doch eine andere Wendung. Wenn Darwin den Schlingpflanzen die Reizbarkeit abspricht, weil sie ein wenig gedrückt oder gerieben keine Schlingbewegungen machen, so ist das ungefähr so, wie wenn man der Retina des Auges die Reizbarkeit für Licht absprechen wollte, weil ein bloßes Reiben der Augenlider noch kein Sehen bewirkt. Die immerhin besseren Gründe gegen die Reizbarkeit, welche de Vries anführt, lassen sich nicht so rasch erledigen, sind aber meiner Ansicht nach nicht stichhaltig.

Vor Allem handelt es sich darum, was man mit dem Worte Reizbarkeit meint: ich verstehe, wie schon gesagt, darunter jede Art von Reaktion, welche ausschließlich der lebende Organismus als solcher und in Folge seiner Lebensthätigkeit äußeren Einflüssen gegenüber zu erkennen giebt. Wenn man nun findet, dass eine umgekehrte Schlingpflanze sich von selber wieder von der Stütze abwickelt, wenn der um eine Stütze gewundene Gipfel künstlich abgewickelt, von selbst gerade wird und nutirt, wenn die bloße Aufrechtstellung des Sprosses ihn veranlasst, Schraubenwindungen zu machen, als ob er eine Stütze hätte, so finde ich darin die wesentlichen Merkmale von Reizerscheinungen in dem angegebenen Sinn, womit natürlich über die wahre Mechanik des Windens noch keine Erklärung gegeben ist.

Die Reizbarkeit der schlingenden Sprossaxen tritt aber nicht bloß als eine von den Ursachen des Schlingens auf. Ich habe Tausende von Schlingpflanzen in ihrer ganzen Vegetation viele Jahre lang beobachtet und dabei gefunden, dass kräftige Sprosse, wenn sie über die Stütze hinauswachsen oder überhaupt keine finden, erkrankten und verkümmerten: es ist leicht wahrzunehmen, dass ein längere Zeit ohne Stütze gewachsener Spross nach wenigen Tagen gewissermaßen neu auflebt und viel kräftiger fortwächst, wenn man ihm Gelegenheit giebt, eine Stütze zu umwinden. Wir haben hier also eine ähnliche Wirkung wie bei den Rankenpflanzen, wo ebenfalls in Folge der Rankenthätigkeit die ganze Pflanze zu kräftigerem Gedeihen gelangt.

Bei der Frage nach der Reizbarkeit der Schlingpflanzen als Ursache des Schlingens selbst muss übrigens noch darauf hingewiesen werden, dass in dieser Beziehung keineswegs alle Schlingpflanzen übereinstimmen: es ist längst durch Mohl bekannt, dass die Cuscuta (Klee-Seide, Flachs-Seide u. s. w.) ganz wie eine Ranke durch bloße dauernde Berührung mit einer

Stütze veranlasst wird, dieselbe fest zu umschlingen; diese Pflanzen sind aber zugleich ein wenig geotropisch und indem sie schlingen, haben sie also die Tendenz aufwärts zu steigen, worin sie den Schlingpflanzen gleichen. Auf die sonstigen sehr merkwürdigen Eigenschaften dieser Pflanzen kann jedoch hier nicht eingegangen werden. Dagegen noch einige Worte über die Blattstiele des Farnkrautes Lygodium, die sich, wie man gewöhnlich sagt, genau wie schlingende Sprossaxen verhalten und mit diesen in der That die allergrößte Ähnlichkeit wirklich haben; allein schon Mohl bezeichnete dieselben mit gleichem Recht als Ranken. Nach meinen Beobachtungen sind die Blattstiele von Lygodium in der That gleichzeitig Ranken und Schlingpflanzen: Ranken insofern als sie geradeso wie echte Ranken nur durch dauernde Berührung dazu veranlasst werden, eine Stütze zu umwinden; den schlingenden Sprossaxen sind sie dagegen darin ähnlich, dass sie nur aufwärts die Stütze umlaufen, wobei sie aber ähnlich wie Blumenbachia die Richtung der Spirale ändern können.

Das entgegengesetzte Extrem liefern uns die oft mehr als meterlangen, ungefähr zwirnsfaden-dicken Stiele der weiblichen Blüthenstände der Wasserpflanze Vallisneria: zur Zeit der Befruchtung sind diese langen Fäden ausgestreckt, damit die weiblichen Blüthen an der Oberfläche des Wassers schwimmen können; nach der Befruchtung aber zieht sich der Faden schraubenlinig oder korkzieherförmig in engen Windungen zusammen, offenbar weil die eine Seite sich verkürzt oder die andere sich verlängert, ähnlich wie bei der Einrollung von Ranken (oder aufrechter schlingender Sprosse, die keine Stütze gefunden haben.

Leider fehlt es hier an Raum, die Frage nach der wahren Natur der schlingenden Sprossaxen in der eingeschlagenen Richtung noch weiter klarzulegen, dagegen muss ich noch einige der wichtigeren Thatsachen mittheilen.

Es wurde schon erwähnt, dass das obere Ende eines schraubenförmig gewundenen Schlingstengels niedrige und beinahe horizontale Windungen macht, dass dagegen die weiter von der Knospe entfernten älteren Windungen steiler sind, was auch dann eintritt, wenn keine Stütze vorhanden ist oder mit anderen Worten: die anfangs niedrigen Windungen werden mit zunehmendem Alter höher und steiler, besonders dann, wenn die Stütze dünn ist. Es ist kaum fraglich, dass diese Veränderung durch die Einwirkung der Gravitation hervorgerufen wird; von Nutzen für die Pflanze ist sie jedenfalls, denn wenn sich die anfangs der Stütze nur locker anliegenden Windungen emporrichten, mehr gerade zu werden suchen, so müssen sie sich zugleich immer fester an die Stütze anlegen. Um sich dies klar zu machen, braucht man nur einen geschmeidigen Kautschukschlauch in lockeren, niedrigen Schraubenwindungen um einen Stab zu wickeln und dann die beiden Enden des Schlauches mit den Händen aus einander zu ziehen: die Windungen werden dabei steiler und legen sich fester an den

Stab. Aber selbst jüngere Windungen beginnen schon einen Druck auf die Stütze auszuüben; ist die letztere glatt und zieht man sie aus den Windungen heraus, so werden diese enger, ganz ähnlich wie bei windenden Ranken.

Ich erwähnte vorhin, dass die zahlreichen, verschiedenen Torsionen, welche man an vielen windenden Sprossen wahrnimmt, die zumal bei dem Hopfen und der gemeinen Winde bis nahe an die Knospe hinaufreichen, mit dem eigentlichen Problem des Schlingens nichts zu thun haben, obgleich sie wahrscheinlich für die bessere nachträgliche Befestigung an der Stütze von Nutzen sind; dagegen ist mit dem eigentlichen Winden an und für sich auch bei solchen Schlingpflanzen, wo jene Torsionen gar nicht vorkommen, doch eine Torsion nothwendig verbunden, bloß weil es nach den Gesetzen der Mechanik nicht anders möglich ist. Da diese unvermeidliche Torsion gewöhnlich gar nicht zu sehen ist, thut man gut, sich von ihrer nothwendigen Existenz überhaupt zu überzeugen. Man denke sich einen langen Kautschukschlauch in Form einer Schneckenlinie auf den Tisch gelegt; man halte das äußere Ende des Schlauches mit der einen Hand fest, mit der anderen fasse man das innere Ende und hebe den Arm solange, bis der ganze Schlauch vertical auf dem Tisch steht; hat man vorher eine schwarze oder weiße gerade Linie auf den Schlauch gezeichnet und diesen so auf den Tisch gelegt, dass sie überall z. B. auf der convexen Seite der Schneckenwindungen hinläuft, so bemerkt man nun, nachdem der Schlauch in der angegebenen Weise gerade gestreckt worden ist, dass unsere Linie den Schlauch in Form einer Schraubenlinie umläuft und zwar so, dass auf jede Windung der ursprünglichen Schnecke nunmehr ein Umlauf dieser Torsionslinie kommt, der aber der ursprünglichen Schneckenwindung entgegengesetzt ist.

Schließlich noch die Bemerkung, dass die Schlingpflanzen ihrer Anzahl nach noch häufiger sind als die Rankenpflanzen und gleich diesen in allen Welttheilen, vorwiegend aber in Amerika vorkommen. Mohl gab schon 1827 die Zahl der ihm bekannten schlingenden Pflanzen auf 866 an und es ist gewiss nicht zweifelhaft, dass man gegenwärtig mehr als 1000 namhaft machen könnte.

Bei den vorausgehenden Betrachtungen handelte es sich immer nur um den jungen Sprossgipfel und um seine Bewegung an der Stütze oder ohne eine solche. Weitere biologische Betrachtungen würden sich nun auf die sonstigen Lebensverhältnisse dieser Pflanzen erstrecken müssen, wobei besonders diejenigen, zumal in den heißen Ländern häufigen Schlingpflanzen von besonderem Interesse sein würden, bei denen die Sprossaxe, nachdem sie eine Stütze umwunden hat, nunmehr durch nachträgliches Dickenwachsthum Holz und secundäre Rinde erzeugt. Doch müssen wir hier von diesen Dingen und ihren Consequenzen absehen.

Anmerkung zur XXXVIII. Vorlesung.

ichzeitig über Ranken- und Schlingpflanzen handeln folgende Schriften:
ɜo Mohl: »Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen«. Tü- 1827.
ırles Darwin: »The Movements and Habits of Climbing Plants«, London 1875.

ɪr die Reizbarkeit und Bewegungen der Ranken:
ɜo de Vries: »Längenwachsthum der Ober- und Unterseite sich krümmender ı. Arb. d. bot. Inst. in Würzbg. Bd. I. pag. 302.
ner: »Über die inneren Vorgänge bei den Wachsthumskrümmungen mehrzelliger . Bot. Zeitg. 1879. p. 830.
ıımir de Candolle: »Observations sur l'Enroulement des Vrilles«. Bibliothèque elle de Genève, Janvier 1877. T. LVIII.

ɜr eine neue Abtheilung von Kletterpflanzen, deren Kletterorgane im Grunde rmig gekrümmte, sehr kurze Ranken sind, welche durch Berührung mit einer ıngemein kräftig in die Dicke wachsen, schreibt:
ːub in den »Annales du Jardin botanique de Buitenzorg«. Vol. III. pag. 1—87. 1882.

ɜr Schlingpflanzen ist nachzusehen:
go de Vries: »Zur Mechanik der Bewegung von Schlingpflanzen«. Arb. d. bot. ı Würzbg. Bd. I. 1874. pag. 317.
ıwendener: »Über das Winden der Pflanzen« in den Monatsber. der Berliner Aka- Dezember 1881.

ʒen letztere auf sehr mangelhaften Beobachtungen beruhende Abhandlung rich- eine Notiz über Schlingpflanzen in den Arbeiten des bot. Inst. in Würzbg. Bd. II.

ıe gegen diese Notiz gerichtete Erwiderung Schwendener's in den Jahrbüchern ɜenschaftl. Botanik, Bd. XIII, Heft 2 lässt keinen Zweifel darüber, dass ihm die sten in unserer vorausgehenden Vorlesung und in meiner genannten Notiz be- ɜnen Erscheinungen gänzlich unbekannt geblieben sind, weshalb seine Erwide- ɔllig gegenstandslos bleibt. Ich glaube in dieser Vorlesung, auch ohne eine aufzustellen, doch den Weg angegeben zu haben, auf welchem die wahre Ur- es Windens zu finden sein wird; bei so verwickelten Erscheinungen handelt es Allem darum, das wissenschaftliche Gewicht der einzelnen Wahrnehmungen zu und wenig ist gewonnen, wenn man an einer oder einigen Pflanzen einige Be- ıngen macht und diesen durch mathematische Formeln ein besonders wichtiges ı zu geben sucht.

XXXIX. Vorlesung.

Geotropismus und Heliotropismus.

Es scheint dem naiven, unbefangenen Menschen eine ganz selbstverständliche Thatsache, dass ein Baum, z. B. eine Tanne mit ihrem Stamme aufrecht, d. h. in diesem Falle genau senkrecht wächst und dass der Gipfel derselben immer wieder in derselben Richtung aufwärts strebt; wogegen die Hauptwurzel ebenso senkrecht abwärts in den Boden eindringt; die Äste des Stammes aber stehen horizontal und treiben horizontale Seitenzweige, sogar die nadelförmigen Blätter der Tanne legen sich horizontal in die Verzweigungsfläche der Äste; auch die aus der Hauptwurzel entspringenden Nebenwurzel haben ihre eigenthümlichen Richtungen gegen den Horizont, sie wachsen horizontal oder schief abwärts, erzeugen jedoch ihrerseits Nebenwurzeln zweiter und dritter Ordnung, welche nach allen Richtungen hin wachsen können. — Und geradeso wie die Edeltanne machen es viele Tausend anderer Pflanzenarten, wenn auch zumal betreffs der Seitensprosse und Seitenwurzeln mit manchen untergeordneten Abweichungen; besonders die Blattstiele der allermeisten Pflanzen pflegen sich schief aufwärts zu richten, die Blattfläche aber so zu stellen, dass sie von den einfallenden Lichstrahlen bei gewöhnlicher Beleuchtung rechtwinklig getroffen wird.

Es giebt aber viele andere Pflanzen, deren Sprosse sich nicht aufrichten, die keine senkrecht in die Erde eindringende Hauptwurzel haben. Pflanzen, welche horizontal auf der Erde hinkriechen oder sich an schiefen oder senkrechten Flächen von Felsen, Mauern und Bäumen fest anliegend aufwärts oder seitwärts ausbreiten; es giebt auch zahlreiche blattbildende Sprosse, welche gleich Hauptwurzeln senkrecht abwärts in den Boden eindringen oder ihn schief oder auch horizontal durchwachsen und im Allgemeinen finden wir, dass überhaupt die verschiedenen Organe einer und derselben Pflanze die verschiedensten Richtungen gegen den Horizont ihres zufälligen Standortes annehmen; häufig kommt es auch vor, dass ein Organ

er Jugend eine andere Wachsthumsrichtung hat als später: sehr auf-
nd z. B. bei den Ästen der meisten Pinusarten, deren Frühjahrstriebe
ical stehen, um später langsam die horizontale Richtung anzunehmen.
Es leuchtet ein, dass von diesen verschiedenen Wachsthumsrichtungen
verschiedenen Organe einer Pflanze das gesammte Aussehen derselben
wesentlich abhängt, wie man ohne Weiteres begreift, wenn man sich
ı denkt, dass alle Wurzeln und Seitensprosse einer Tanne geradeso wie
Hauptstamm derselben senkrecht aufwärts wüchsen; wir hätten dann
der schönen Baumform ein widerwärtiges, formloses Conglomerat von
ınen und das Ganze wäre überhaupt nicht existenzfähig, weil dann die
chiedenen Organe überhaupt nicht in der Lage wären, die ihnen eigen-
ılichen Funktionen auszuführen.
Diese sehr einfache Erwägung zeigt ohne Weiteres, dass besondere
chen vorhanden sein müssen, durch welche die verschiedenen Organe
r und derselben Pflanze genöthigt werden, verschiedene und für jedes
ın festbestimmte Richtungen gegen den Horizont anzunehmen. Eine
er Ursachen liegt nun wie bei allen Lebenserscheinungen in der Natur
in der inneren Struktur der Organe selbst; eine andere Ursache ist
Einwirkung einer äußeren Kraft auf diese Struktur der Organe und
: ist es, wie schon früher angedeutet wurde, die Gravitation, die
verkraft des Erdkörpers oder die allgemeine Massenanziehung zwischen
Erdkörper und den kleinsten Theilchen der Pflanzenorgane, welche in
Art auf die letzteren einwirkt, dass sie genöthigt sind, unter bestimmten
tungen gegen den Horizont oder auch, was dasselbe bedeutet, unter
immten Winkeln gegen die Verticale ihres Standorts zu wachsen; diese
ere ist ja nur die Richtung der Resultirenden aus allen Anziehungs-
ten des gesammten Erdkörpers auf einen bestimmten Punkt eines
ızenorganes. Ist es aber, wie wir jetzt mit Bestimmtheit wissen, die
verkraft des Erdkörpers, welche die Organe einer Pflanze veranlasst,
specifisch eigenthümlichen Richtungen gegen den Horizont anzunehmen,
ılgt ohne Weiteres, dass die specifische Verschiedenheit in ihren Wachs-
ısrichtungen nur durch die Verschiedenheit ihrer inneren Organisation
ırsacht sein kann: die Schwerkraft der Erde wirkt auf jede Zelle der
ıze in gleicher Richtung und mit gleicher Stärke ein und wenn den-
ı die Organe dadurch zu verschiedenen Reaktionen veranlasst werden,
ann die Ursache nur in einer Verschiedenheit der inneren Struktur der
ıne selbst gesucht werden. Allein wie in fast allen Fällen der Reizbar-
im Thier- und Pflanzenreich ist gerade diese die Reaktion bedingende
nthümlichkeit der Struktur sinnlich nicht wahrzunehmen; auch die
ısten mikroskopischen Vergrößerungen lehren nichts darüber, warum
Gipfel einer Tanne aufwärts, die Spitze eines Seitensprosses unter dem
luss der Schwere horizontal wächst, und vielleicht bezeichnet nichts so
den Punkt, auf den es hierbei ankommt, wie die Thatsache, dass die

nicht cellulären Pflanzen sich in Bezug auf den Geotropismus geradeso verhalten wie diejenigen mit zelligem Bau, womit auch von vornherein jede Erklärung dieser Erscheinungen als falsch abgewiesen werden muss, welche sich auf die Verschiedenheiten des zelligen Baues beruft.

Die Thatsache, um welche es sich hier überhaupt handelt, lässt sich durch den Satz ausdrücken: wenn die Theile einer Pflanze durch irgend eine Ursache aus ihrer urspünglichen, gewohnten Lage in eine andere Richtung zum Horizont versetzt worden sind, so krümmen sie sich so lange, bis sie wieder dieselbe Neigung gegen den Horizont einnehmen wie früher; jedoch wird diese Krümmung ausschließlich durch Wachsthum hervorgerufen und können daher nur die noch wachsthumsfähigen Organe ihre normale ursprüngliche Lage zum Horizont wiedergewinnen. Ist eine Pflanze im Blumentopf erwachsen und legt man sie sammt dem letzteren z. B. horizontal, so behalten alle bereits vollkommen ausgewachsenen Theile die neue Lage, nur die noch wachsthumsfähigen Theile fangen nach einiger Zeit an, sich zu krümmen: die noch wachsthumsfähigen Sprossaxen, wenn sie vorher senkrecht gestanden hatten, krümmen sich so lange, bis sie wieder senkrecht stehen, die kurze wachsende Strecke der Hauptwurzel so lange, bis ihre Spitze wieder genau abwärts gerichtet ist; ursprünglich horizontal gewachsene Theile ruhen nicht eher, als bis sie wieder horizontal geworden sind; gewöhnlich schief gerichtete krümmen sich, bis sie dieselbe schiefe Lage eingenommen haben.



Fig. 382. Austreibender Blüthenspross der Kaiserkrone (Fritillaria imperialis); der obere Theil der Zwiebel *z* ist ringsum weggeschnitten, um den unteren Theil des Schaftes *d* freizulegen. Dann wurde die Pflanze horizontal gelegt und nach circa 20 Stunden erhob sich der anfangs gerade Spross *a* durch *b* in die Lage *c*.

Zur Vereinfachung meiner Darstellung will ich zunächst alles Weitere an diejenigen Organe knüpfen, welche ursprünglich senkrecht aufwärts oder senkrecht abwärts wachsen und annehmen, dass man solche Organe in eine horizontale Lage gebracht habe. Um nun zu veranschaulichen, was dann geschieht, mag Fig. 383 dienen. *A* stellt in schematischer Vereinfachung eine beliebige Keimpflanze dar, deren Keimspross *S* ursprünglich senkrecht aufwärts, deren Hauptwurzel *W* senkrecht abwärts wuchs; diese Pflanze ist jetzt horizontal gelegt und dafür gesorgt worden, dass sie weiter wachsen kann. Nach einiger Zeit zeigt sich nun, dass der Keimspross sich wie in *S'* so lange aufwärts gekrümmt hat, bis sein Gipfel vertical nach oben gerichtet ist, ebenso hat sich die Hauptwurzel an ihrer kurzen im

achsthum begriffenen Stelle so lange gekrümmt, bis sie wieder senkrecht wärts fortwachsen kann. Man pflegt Organe, welche sich so wie unser imspross verhalten, als negativ geotropisch, solche wie unsere Keimırzel als positiv geotropisch zu bezeichnen. Die Linien *ou* in *S* bezeichn ein Stück der Sprossaxe, welches noch im Wachsthum begriffen ist und : negativ geotropische Krümmung in diesem Fall vorwiegend erkennen st; der hintere Querschnitt *ou*, welcher an der Grenze des ausgewachıen Basaltheiles liegt, hat seine Lage nicht merklich verändert, dagegen der vordere Querschnitt *ou* durch die stattgehabte Aufwärtskrümmung die Lage *o'u'* versetzt worden und man bemerkt, dass sich die Unterite dieses Sprosstheiles *uu'* beträchtlich verlängert, dagegen die Oberseite ' nicht verlängert oder sogar etwas verkürzt hat. Den gleichen Sachverlt repräsentiren die Hilfslinien an der Wurzel *W*, nur verhalten sich ›er- und Unterseite hier gerade entgegengesetzt wie vorhin.

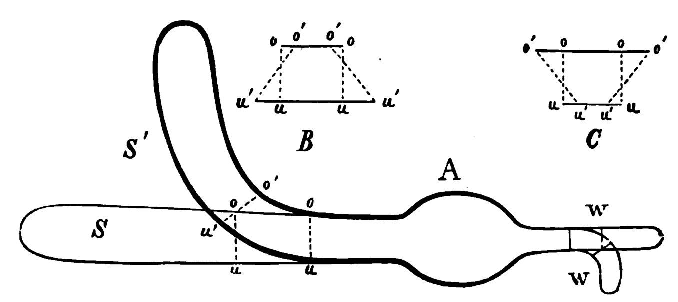


Fig. 383. Schema für die geotropische Auf- und Abwärtskrümmung. (Vergl. den Text.)

Das in Betracht gezogene Stück des Keimsprosses *S* ist in unserer g. *B* noch einmal in anderer Art repräsentirt und dabei der allerdings cht gewöhnlichste, aber lehrreichste Fall angenommen, dass die Oberseite sich verkürzt auf die Länge *o'o'*, während die Unterseite sich weit beıchtlicher verlängert, wie *u'u'* zeigt. Die aus der Verkürzung und Verıgerung nothwendig resultirende Krümmung ist aber in diesem Schema cht angedeutet, um an den geraden Linien die Längenverhältnisse besser rvortreten zu lassen. Man begreift leicht, dass es für den Zweck der ümmung auch genügen würde, wenn die Oberseite *oo* ihre ursprüngliche nge behielte, während *uu* sich verlängert und es könnte sogar die Linie sich verlängern, wenn nur *u'u'* eine größere Verlängerung zeigt; auch diesem Falle würde eine solche Krümmung eintreten, dass die Krümmung r Oberseite *oo* concav, die der Unterseite *uu* convex wird. Alle diese ›i Fälle lassen sich wirklich bei der Aufwärtskrümmung beobachten. nau dieselben Erwägungen knüpfen sich an unser Schema *C*, welches den ·wiegend in Krümmung befindlichen Theil der Wurzel repräsentirt, nur ıs hier alle Verhältnisse bezüglich der Ober- und Unterseite denen von *B*

entgegengesetzt sind, wodurch zugleich der wahre Sinn der Ausdrücke positiv und negativ geotropisch scharf hervortritt: *B* repräsentirt den Wachsthumsvorgang bei einem negativ geotropischen, *C* bei einem positiv geotropischen Organ.

Wir könnten uns nun denken, dass unsere Fig. *A* eine Keimpflanze einer nicht cellulären Species etwa einer Vaucheria darstellt; in diesem Falle ist das ganze Gebilde ein continuirlicher Schlauch, dessen Zellstoffwandung durch die Umrisslinien angedeutet ist. In diesem Falle beziehen sich unsere Beobachtungen einfach auf zwei gleich lange Stücke *oo* und *uu* der Ober- und Unterseite des Schlauches. — Wir könnten aber auch annehmen, dass dieser Schlauch durch mehr oder minder zahlreiche Querwände in eine Reihe von Zellen abgetheilt wäre und dass die Portion *oo*, *uu* eine von diesen Zellen repräsentirt und man begreift, dass unsere obigen Betrachtungen dadurch nicht wesentlich berührt werden. — Endlich können wir auch annehmen, dass innerhalb der Umrisse unserer Fig. *A* nicht nur Querwände, sondern auch Längswände vorhanden wären, dass also der ganze von den Umrisslinien eingefasste Raum aus mehr oder minder zahlreichen Schichten von Zellkammern bestünde. Auch in diesem Falle würden unsere Schemata *B* und *C* wieder zwei einzelne dieser Zellkammern repräsentiren und wir können uns dabei die Zelle *B* ebenso gut auf der Unterseite des Sprosses *S* wie auf der Oberseite desselben liegend denken und ganz dasselbe würde betreffs des Schemas *C* an der Wurzel *W* gelten.

Ich möchte darauf aufmerksam machen, dass der Leser nur dann hoffen darf, ein Verständniss der geotropischen Erscheinungen zu gewinnen, wenn er die an unsere Fig. 383 geknüpften Betrachtungen auf das Sorgfältigste überlegt und sich vollkommen klar macht.

Indessen wird durch das Vorausgehende eben nur gezeigt, wie wir uns die geotropische Auf- und Abwärtskrümmung in ihren räumlichen Beziehungen zu denken haben; über die Ursache der Veränderung ist damit durchaus nichts gesagt. Versuchen wir nun diese letztere uns klar zu machen.

Es genügt also wie gesagt, dass wachsthumsfähige Theile aus ihrer gewohnten Lage z. B. der senkrechten in eine andere z. B. in die horizontale gebracht werden; dies genügt als äußerer Anstoß oder als Reiz, um die Wachsthumsvorgänge so zu verändern, wie es bei Fig. 383 bezeichnet worden ist. Dadurch, dass man die senkrecht auf- oder abwärts wachsenden Theile horizontal oder schief gerichtet hat, ist nun aber nichts anderes geschehen als dass man ihre Lage gegen den Erdradius verändert hat und die nächste Frage ist nun die, inwiefern dies als ein Reiz auf die wachsenden Theile einwirken kann. Hier ist nichts anderes denkbar, als dass wir uns die verticale, den Erdradius repräsentirende Linie als die Richtung denken, in welcher irgend eine Kraft thätig ist, welche auf das Wachsthum

r Pflanzenorgane einwirkt und dass es darauf ankommt, welchen Winkel
se Kraft mit der Wachsthumsaxe des Organes bildet: jede Veränderung
ses Winkels wirkt als ein Reiz, durch welchen das Wachsthum so be-
ıflusst wird, dass die oben beschriebenen Differenzen der Ober- und
terseite eintreten, solange bis die jüngeren noch wachsenden Theile
eder in derselben Richtung zum Erdradius stehen wie früher.

Nun giebt es aber nur eine Kraft, welche überall an der Erdober-
he, wo Pflanzen wachsen, in der Richtung des Erdradius wirkt; das ist
Schwere oder die Massenanziehung des Erdkörpers. Die bloße Erwä-
ng, dass die Richtungsverhältnisse der Organe gleichartiger Pflanzen an
n verschiedensten Punkten der Erdoberfläche bezüglich des Erdradius an
lem Standort dieselben sind, beweist ohne weiteres, dass es sich nur um
Schwerkraft handeln kann; wenn bei unseren Antipoden oder in Süd-
ierika oder in Japan, also in den verschiedensten Punkten des Globus
r Stamm einer Tanne senkrecht aufwärts, ihre Hauptwurzel abwärts
ächst, so heißt das mit anderen Worten, an jedem dieser Orte wächst die
pfelknospe des Stammes von dem Schwerpunkt des Erdkörpers hinweg,
e Spitze der Hauptwurzel dagegen verhält sich so, als ob sie von dem
hwerpunkt der Erde angezogen würde oder beide Organe verhalten sich
, als ob eine nach allen Richtungen ausstrahlende Kraft, deren Sitz im
hwerpunkt der Erde zu denken ist, sie afficirte. Es giebt aber nur eine
lche Kraft und dies ist eben die Schwerkraft, die Massenanziehung des
rdkörpers, die es bewirkt, dass ein Pendel abwärts hängt und dass ein
ıftballon senkrecht aufwärts steigt. Diese Kraft also ist es, welche das
achsthum der Pflanzenorgane afficirt, was besonders dann hervortritt,
enn die Längsaxe eines Pflanzenorgans in eine andere Richtung zur
hwerkraft gebracht wird, als in welcher sie sich bisher entwickelt hat
ıd es ist wohl zu beachten, dass dieser Reiz solange dauert, bis jedes
rgan einer Pflanze wieder diejenige Richtung angenommen hat, die seiner
ıneren Natur entspricht oder wir können auch sagen, jedes Pflanzenorgan
ıt seinen besonderen Eigenwinkel, d. h. die Eigenschaft in einem bestimm-
n Winkel gegen die Richtung der Schwerkraft zu wachsen und wenn
ieser zufällig geändert wird, sich solange zu krümmen, bis seine Wachs-
ıumsaxe wieder denselben Winkel mit der Verticalen bildet.

Diese Erwägungen würden bei der nöthigen Klarheit des Denkens
ɔllkommen hingereicht haben, die Schwerkraft als die Ursache, welche
ei den geotropischen Krümmungen das Wachsthum beeinflusst, zu erken-
en; allein auf ganz anderem Wege wurde diese Erkenntniss thatsächlich
ewonnen: gewöhnlich sind es Umwege, auf denen die Wahrheit erkannt
ird, weil der gerade Weg dazu in den meisten Fällen größere Klarheit
es Denkens erfordert; so auch hier. Dass es die Schwerkraft sei, welche
as Wachsthum der Pflanzen beeinflusst, wurde von dem Engländer Knight
306 dadurch bewiesen, dass er Keimpflanzen der dauernden Einwirkung

der Centrifugalkraft aussetzte, indem er dieselben einer raschen Rotation entweder in verticaler oder in horizontaler Ebene aussetzte. Es zeigte sich, dass die wachsenden Wurzelspitzen in diesem Fall sich geradeso verhielten, als ob sie wie das Gewicht eines Fadenpendels einfach vom Rotationscentrum hinweggeschleudert würden; während die Keimsprosse sich genau entgegengesetzt verhielten und nach dem Rotationscentrum hinwuchsen.

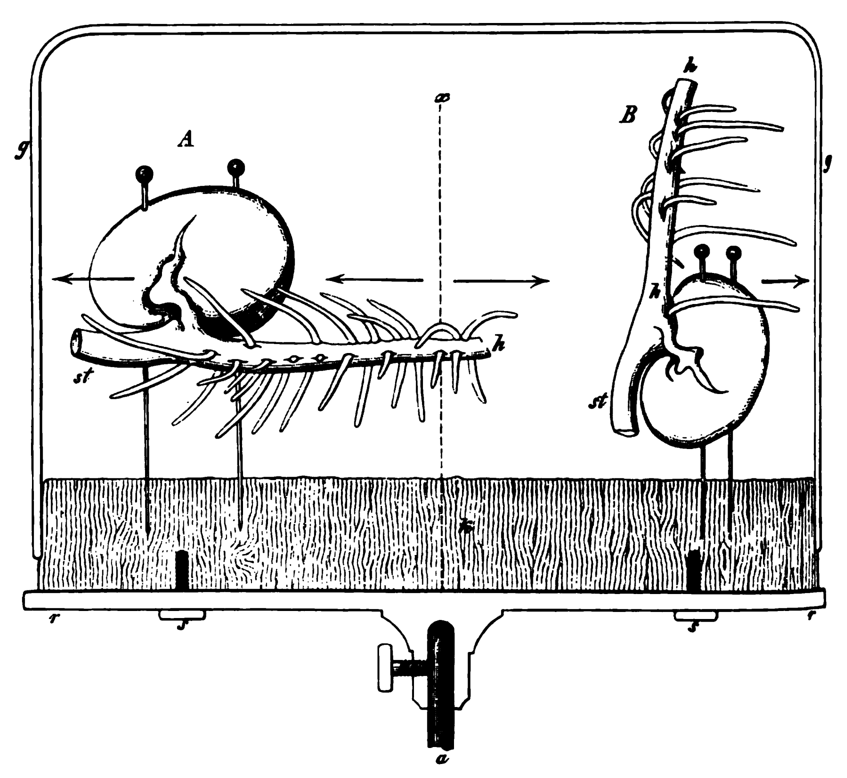


Fig. 384. Auf der durch ein Drehwerk in beständiger Rotation erhaltenen Axe *a* ist die kreisrunde Scheibe *r r* befestigt, welche die ebenfalls kreisrunde Korkplatte *k* trägt; auf dieser sind mittels je zweier Stecknadeln die Keimpflanzen *A* und *B* befestigt: *st* deren Keimsprossaxe, *h* die Hauptwurzel; die Nebenwurzeln sind in Folge der raschen Rotation sämmtlich auswärts gekrümmt. — *g g* eine Glasglocke; *x* die Rotationsaxe.

Auch bei der Centrifugalkraft handelt es sich, wie bei der Schwere, um eine reine Massenwirkung und ebendarin lag für Knight der Beweis, dass die geotropischen Richtungen der Pflanzenorgane überhaupt durch bloße Massenwirkung der Materie hervorgerufen werden und eine solche konnte unter den gegebenen Verhältnissen eben nur auf den Schwerpunkt des Erdkörpers bezogen werden. Es leuchtet jedoch ein, dass diese Art der Beweisführung viel complicirtere Verstandesoperationen nöthig macht, als die oben angeführten Erwägungen, die viel einfacher zu demselben Schlusse führen.

Es wird dem Leser vielleicht nicht unerwünscht sein, wenigstens bei-
sweise zu erfahren, wie man und zwar zweckmäßiger als es KNIGHT
an hatte, die Einwirkung der Centrifugalkraft auf die Wachsthums-
ung von Pflanzenorganen constatiren kann. Ich verweise deshalb auf
re Fig. 384 und deren Erklärung.

Wenn es nun die Schwerkraft ist, deren Sitz wir uns gewissermaßen
chwerpunkt der Erde denken und deren Wirkung in der Richtung des
adius oder was dasselbe heißt, in der Verticallinie stattfindet, so muss
e Wirkung aufgehoben werden können, wenn man wachsende Pflanzen
igt, immerfort ihre Richtung gegen die Verticale so zu ändern, dass die
verkraft auf die symmetrisch entgegengesetzten Seiten eines wachsen-
Pflanzentheiles während gleicher Zeiten in entgegengesetzter Richtung
irkt. Von dieser Erwägung ausgehend habe ich einen Apparat con-
rt, den ich als Klinostaten bezeichne. Dieser Apparat, den man in sehr
chiedener Weise construiren kann, hat wesentlich nur den einen Zweck,
n geraden festen Stab von Holz oder Metall, der aber eine genau hori-
ale Lage haben muss, durch ein Uhrwerk oder einen sonstigen Motor
ne sehr langsam rotirende Bewegung zu versetzen, so zwar, dass eine
tion in 15—20 Minuten vollendet wird. An diesem Stab *b* in unserer
385 können wachsende Pflanzen, z. B. Keimpflanzen, so befestigt wer-
dass sie an der Rotation des Stabes theilnehmen, ohne an ihrem wei-
n Wachsthum gehindert zu sein. Es ist ganz gleichgültig, in welcher
tung die wachsenden Pflanzentheile an der rotirenden Axe befestigt
, nur darauf kommt es an, dass die Rotation eine gleichmäßige ist, so
jeder wachsende Pflanzentheil während gleicher Zeiträume dieselbe
e auf- wie abwärts kehrt, so dass also die vom Schwerpunkt der Erde
ehende Affektion während gleicher Zeiten in genau entgegengesetzten
tungen auf die wachsenden Pflanzenstücke einwirken muss; geschieht
, so kann überhaupt gar keine Wirkung der Schwere auf die Wachs-
nsrichtung stattfinden, denn dazu ist eine mehr oder minder lange Zeit
derlich und bevor der Pflanzentheil Zeit gehabt hat, eine Krümmung
unten oder oben zu machen, befindet er sich schon wieder in Folge
Rotation in einer Lage, die ihn nöthigen würde, die genau entgegen-
tzte Krümmung zu machen und so kommt überhaupt gar keine Krüm-
g zu Stande: er wächst genau in der Richtung fort, die man ihm will-
ich bei der Befestigung an der Axe gegeben hat.

Nach diesen Vorbereitungen kann ich nun versuchen, die Vorgänge,
he bei der geotropischen Auf- und Abwärtskrümmung stattfinden, ge-
r zu schildern. Ich befinde mich dabei in der angenehmen Lage, mich
t für Punkt auf meine eigenen sehr ausführlichen Untersuchungen
fen zu können.

Wir betrachten zunächst die A u f w ä r t s k r ü m m u n g n o r m a l s e n k-
t w a c h s e n d e r S p r o s s a x e n.

Meine Beobachtungen wurden vorwiegend an dicken, steifen und langen Internodien solcher Blüthenstengel gemacht, die in kurzen Zeiten beträchtliche Höhen erreichen und durch glatte Oberfläche die Auftragung

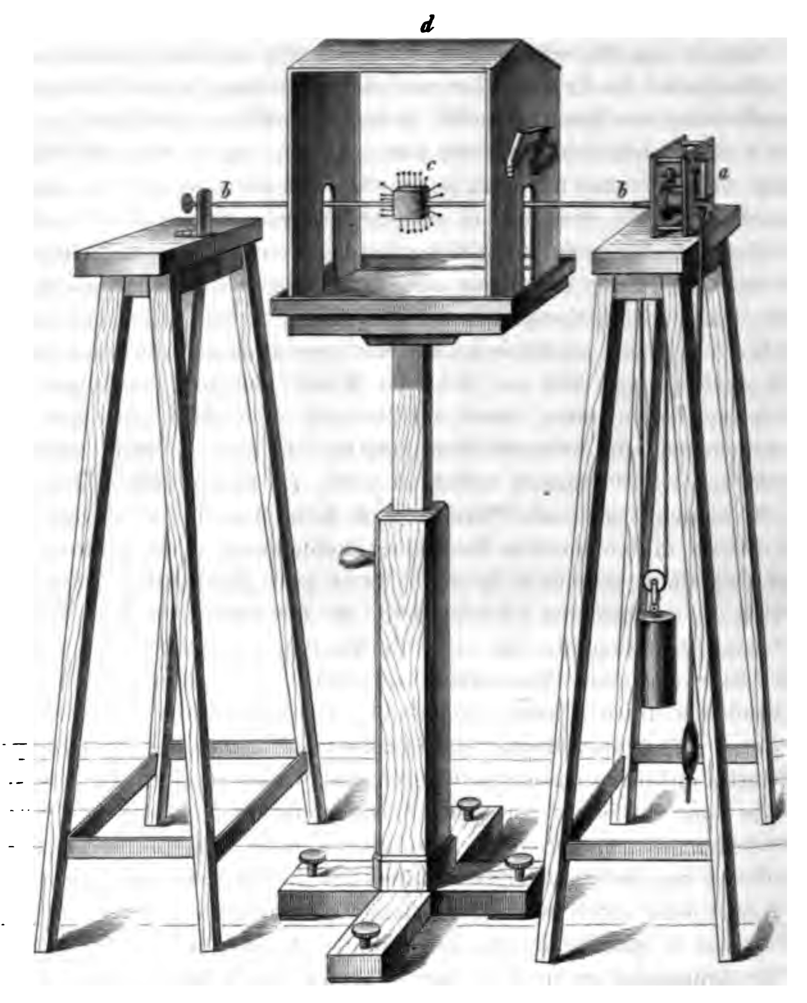


Fig. 385. Ein Klinostat; *a* das Uhrwerk mit Gewicht und Pendel, welches die Axe *b b* in langsame Drehung versetzt; an dieser Axe ist hier bei *c* ein Brodwürfel befestigt, auf welchem ein Pilz (Phycomyces) wächst. — Der mittlere Theil der Axe ist mit dem Glaskasten *d* umgeben, dieser steht auf einer mit Wasser gefüllten Schale, um die Luft in der Umgebung der Pflanze feucht zu erhalten. (Etwa $^1/_{14}$ der natürl. Größe.)

von Markirungsstrichen mit chinesischem Tusch und genaue Messung der markirten Theile erlaubten. Die Messungen sowohl an den geraden Sprossen, wie an der concaven und convexen Seite gekrümmter, wurden mit biegsamen, auf steifes Papier gedruckten Maßstäben ausgeführt.

Um die Vorgänge bei der Aufwärtskrümmung der Sprossaxen beurthei-
ı zu können, muss man vorher die Vertheilung des Wachsthums in ihnen
nnen, die bereits in unserer 32. Vorlesung beschrieben worden ist. An-
ıgs ist das ganze Internodium, sowie der ganze aus einigen Internodien
stehende Spross in Verlängerung begriffen; später hört das Wachsen an
r Basis des mehrgliedrigen Stengels auf und nur eine gewisse Strecke
sselben unter der Gipfelknospe bildet die wachsende und geotropisch
ümmungsfähige Region der Sprossaxe. Betrachtet man einzelne Inter-
dien scharf gegliederter Sprossaxen, so kann die später fortwachsende
gion entweder dem Gipfel oder der Basis näher liegen; das Gipfel-
ıchsthum ist der gewöhnliche, das Basaltwachsthum der seltenere Fall.

Die Länge der wachsenden Region ist, wenn bereits ausgewach-
ne Theile vorhanden sind, zu einer gewissen Zeit ein Maximum und
mmt dann ab, um endlich auf Null zu sinken, wenn der ganze Stengel
sgewachsen ist. In jener mittleren Zeit mit sehr beträchtlicher Länge der
achsenden Region fand ich die auf pag. 661 genannten Längen.

Innerhalb dieser im Wachsthum begriffenen Strecken ist nun, wie
hon früher erwähnt wurde, die Wachsthumsgeschwindigkeit in der Art
ertheilt, dass sie von der Knospe an bis zu einer gewissen Entfernung von
erselben sich steigert, ein Maximum erreicht, um weiter von der Knospe
ickwärts abzunehmen und endlich in die bereits ausgewachsene Region
erzugehen. In dieser Beziehung verhalten sich vielgliedrige Stengel ohne
ısgesprochene Knotenbildung (wie bei dem Spargel) ähnlich wie einzelne
nge Internodien z. B. die Schäfte der Laucharten. Ist dagegen die Spross-
e in einzelne Internodien scharf abgegliedert, wie bei Polygonum Sieboldi,
zeigt jedes Internodium seine eigene Curve von Partialzuwachsen, welche
ınn vom unteren Knoten aus nach oben hin zunehmen, an einer Stelle ein
aximum erreichen und bis zum nächstoberen Knoten wieder abnehmen;
e Form der geotropischen Krümmung erleidet in diesem Fall an dem
ıoten Unterbrechungen. Abgesehen von diesen Verhältnissen gilt jedoch
n einem gegliederten Stengel im Großen und Ganzen alles das, was von
nzelnen langen Internodien oder von vielblättrigen, nicht gegliederten
rossaxen zu sagen ist.

Znm Verständniss der geotropischen Krümmungsform ist aber noch
f einige andere Punkte hinzuweisen: zunächst darauf, dass jede Quer-
ne eines wachsenden Stengels erst langsam zu wachsen beginnt, dann
scher wächst, ein Maximum erreicht, sodann ihr Wachsthum verlangsamt,
; es endlich aufhört. Je rascher das Wachsthum an einer Stelle ist, eine
sto kräftigere Krümmung erfährt dieselbe durch den Geotropismus. Die
schwindigkeit aber, mit welcher die geotropische Krümmung eintritt,
ngt außerdem ganz wesentlich ab von der Dicke und der Biegungsfestig-

keit der betreffenden krümmungsfähigen Stelle, denn es leuchtet ein, dass ein dicker Spross, um die gleiche Krümmung wie ein dünner zu machen, eine größere Längendifferenz der convexen und concaven Seite erfahren muss, wozu eine relativ längere Zeit erforderlich ist, und dass dies bei größerer Biegungsfestigkeit auch einen größeren Kraftaufwand erfordert. Außerdem hängt die wirklich zu Stande kommende Krümmung an einer Stelle der Sprossaxe davon ab, wie lange dieselbe der Einwirkung der Schwere quer zu ihrer Längsaxe unterworfen ist und ferner kommt die Nachwirkung in Betracht, welche gerade bei geotropischen Krümmungen der Sprossaxen sich besonders bemerklich macht: Sprosse oder einzelne Internodien, welche ein bis zwei Stunden horizontal gelegen haben, ohne noch eine merkliche Krümmung zu machen, können, wenn man sie später aufrichtet oder an einem Klinostaten befestigt, nachträglich sich krümmen in Folge der vorher erfahrenen geotropischen Einwirkung.

Endlich kommt bei der Beurtheilung der Krümmungsform, welche ein orthotroper, horizontal gelegter Spross in Folge der geotropischen Einwirkung nach einiger Zeit zeigt, der Umstand in Betracht, unter welchem Winkel die Verticallinie die Längsaxe des Sprosses schneidet. Die Erfahrung lehrt, dass ein anfangs verticaler, dann aber schief gestellter Spross weniger stark geotropisch afficirt wird, als wenn er horizontal gelegt worden wäre; die geotropische Reizwirkung ist um so größer, je mehr sich die Richtung der Sprossaxe zu der der Verticallinie einem rechten Winkel nähert. Legt man einen Spross mit langer wachsender Region horizontal und beginnt nun die geotropische Krümmung, so werden die vorderen der Knospe näheren Theile nicht nur durch ihren eigenen Geotropismus, sondern auch passiv durch die Krümmung der älteren Theile alsbald aufgerichtet und sie kommen dadurch in eine Lage, in welcher die Schwere nur noch unter einem spitzen Winkel, also schwächer geotropisch einwirkt.

Das Zusammenwirken dieser sehr verschiedenen Momente bedingt es, dass die Form der Krümmung, solange die geotropische Bewegung überhaupt stattfindet, an demselben Spross sich immerfort ändert und dass dieselbe bei verschiedenen Sprossen verschieden ist. Nur der Schlusseffekt ist endlich derselbe, d. h. die ganze, noch im Wachsthum beriffene Region richtet sich endlich vertical aufwärts und wächst dann in dieser Richtung fort.

Um allzuweitläufige Auseinandersetzungen zu vermeiden und doch von dem schließlichen Zustandekommen der geotropischen Aufrichtung eines horizontal gelegten Sprosses eine Vorstellung zu geben, nehmen wir an, in unserer Fig. 386 sei *a b c d* ein mit Gipfelwachsthum begabter Spross, dessen Knospe durch die Pfeilspitze angedeutet ist. Einige Stunden, nachdem derselbe horizontal gelegt wurde, hat er die Form *e f c d* angenommen; man bemerkt, dass die ausgewachsene Strecke *c d* jetzt wie auch später

keine Veränderung erfährt, wogegen die in Wachsthum begriffene Strecke *efc* eine beinahe kreisbogenförmige Krümmung erfahren hat. — Wieder einige Stunden später hat diese Strecke der Sprossaxe jedoch die Form *ghc* angenommen: in Folge der geotropischen Nachwirkung hat sich die Gegend *h*, welche hier im stärksten Wachsthum begriffen ist, so kräftig gekrümmt, dass dadurch der Theil *hg* passiv über die Verticallinie hinaus rückwärts geführt worden ist. Diese Erscheinung tritt jedoch nur bei sehr kräftig wachsenden langen und ganz besonders bei dünnen Sprossen deutlich hervor; bei denen der Kornradeblume z. B. (Agrostemma Githago) kann der Theil *gh* nach 6—8 Stunden nicht nur horizontal, sondern schief abwärts

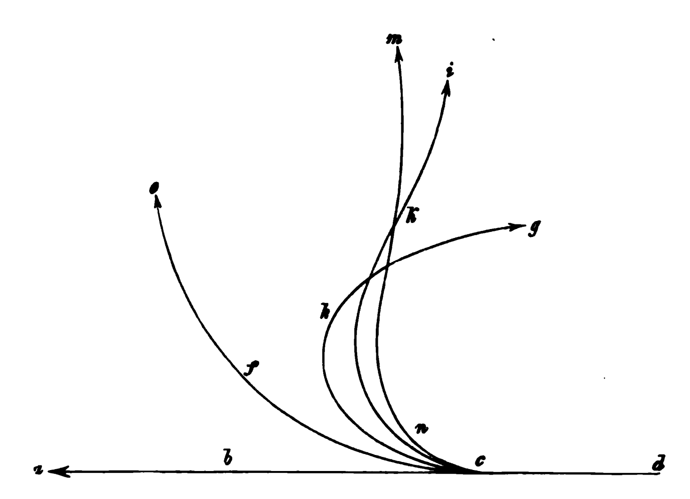


Fig. 386. Schematische Darstellung der geotropischen Krümmungen, welche der horizontal gelegte Spross *abcd* nach und nach ausführt. (Vergl. den Text.)

und rückwärts gerichtet sein: unsere Fig. 386 jedoch repräsentirt die Krümmungszustände eines horizontal gelegten Blüthenschaftes einer Zwiebelpflanze, des Allium atropurpureum. — Hat nun der Gipfeltheil *gh* die bezeichnete Lage eingenommen, so unterliegt derselbe nunmehr abermals einer geotropischen Einwirkung, die jedoch eine der vorigen entgegengesetzte Krümmung hervorrufen muss, während gleichzeitig der Theil *hc* gleichsinnig wie vorher sich noch weiter aufrichtet; dadurch gewinnt nun die ganze wachsende Strecke die Form *ikc*, welche später in die noch mehr aufgerichtete und gestreckte Form *mnc* übergeht, die sich endlich vollkommen gerade streckt. Man bemerkt, dass endlich die bleibende Krümmung des geotropisch aufgerichteten Sprosses in der Gegend *nc* liegt, d. h. in derjenigen Region, in welcher während des ganzen Processes das Längenwachsthum schon anfangs langsam war und dann ganz aufgehört hat. Diese Region ist durch ihre Verbindung mit dem ausgewachsenen Stück *cd* in der

günstigen Lage, lange Zeit einen beinahe rechten Winkel mit der Schwerkraft zu bilden und so während des ganzen Vorgangs eine starke geotropische Einwirkung zu erfahren, obgleich alle anderen Momente, welche bei dem Processe thätig sind, gerade hier die Krümmung nicht begünstigen; man kann also sagen, an einem vollständig aufgerichteten Spross liegt schließlich die stärkste und bleibende Krümmung an derjenigen Stelle, welche der geotropischen Einwirkung den größten Widerstand entgegenstellt.

Die geotropische Aufrichtung einer Sprossaxe ist, wie man sieht, die Folge ziemlich verwickelter Bewegungen, welche von zahlreichen Nebenursachen beeinflusst werden; trotzdem ist die schließliche Aufrichtung bei einigermaßen empfindlichen Sprossaxen eine geradezu mathematisch genaue, d. h. auch die schwächsten Krümmungen, welche im Verlauf der geotropischen Bewegung entstehen, werden schließlich so ausgeglichen, dass die wachsenden Theile wieder vollkommen gerade und vollkommen senkrecht werden. Außerordentlich deutlich tritt dies z. B. hervor bei einer unserer merkwürdigsten Wasserpflanzen, der Utricularia vulgaris; der Hauptspross derselben mit seinen fein zertheilten Blättern schwimmt horizontal und ganz frei im Wasser, nur der Blüthenschaft von 15—20 Ctm. Höhe erhebt sich vollkommen senkrecht in die Luft, obgleich die geringste Schiefstellung desselben hinreicht, den horizontal schwimmenden Hauptspross so zu drehen, dass der Blüthenschaft ebenfalls horizontal ins Wasser fällt.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass das bisher über die Aufwärtskrümmung Gesagte nur die gewöhnlichsten Fälle repräsentirt, neben denen mancherlei andere, durch die Organisation der betreffenden Theile sich anders verhaltende vorkommen, indessen will ich von diesen nur zwei hervorheben. In beiden Fällen handelt es sich aber nicht eigentlich um die geotropische Aufrichtung von Sprossaxen, sondern um eigenthümlich organisirte Theile von Blättern. Ich meine hier die sogenannten Knoten an den Halmen der Gräser und die schon früher so ausführlich betrachteten Bewegungsorgane der zusammengesetzten Blätter besonders die der Leguminosen. Diese Organe hören zwar, wenn die betreffenden Blätter vollkommen ausgewachsen sind, ebenfalls auf, zu wachsen; aber schon ihre anatomische und physiologische Beschaffenheit lässt erkennen, dass sie sich sozusagen in einem dauernden Jugendzustand befinden: ihr Parenchym turgescirt in hohem Grade, die Verholzung der Bündel dagegen unterbleibt und vor Allem können diese Organe, zumal die Grasknoten einfach dadurch, dass man sie horizontal oder schief legt, zu erneutem Wachsthum veranlasst werden.

An dem ausgewachsenen Halm grasartiger Pflanzen, zu denen vor Allem auch unsere Getreidearten: der Weizen, Roggen, Gerste, Hafer, Mais gehören. bemerkt man in beträchtlichen Entfernungen von 5—30 und mehr Ctm.

ıotenartige Anschwellungen, welche von dem übrigen dünneren, cylinischen Theile scharf abgegrenzt, meist auch anders gefärbt sind. Spaltet an den Halm der Länge nach, so erkennt man leicht, dass der fragliche ıoten weiter nichts ist als die ringförmige, aber sehr stark verdickte Basalne einer Blattscheide, welche oberhalb des Knotens als eine sehr dünne, er steife, eingerollte Scheide das Internodium der Sprossaxe umhüllt: eses letztere ist bei jüngeren Halmen von sehr zarter Beschaffenheit und hr biegsam; die Steifheit und Biegungsfestigkeit eines noch nicht völlig sgereiften Halmes hängt ganz von der Festigkeit der genannten Blattheiden ab.

Knickt man einen Getreidehalm oberhalb der Erde ein, so dass der nze etwa 1 Meter lange Gipfeltheil desselben horizontal zu liegen kommt, bemerkt man nach 2—4 Tagen, dass an den Knoten desselben kniermige Krümmungen entstanden sind, in Folge deren der Gipfeltheil des almes wieder senkrecht emporgerichtet ist; gewöhnlich betheiligen sich —3 Knoten an dieser Veränderung. Es genügt übrigens auch, Halmstücke ızuschneiden, so dass sie einen oder einige Knoten enthalten und dieselben it dem einen Ende, gleichgültig mit welchem, horizontal in feuchten Sand ı stecken, um nach einigen Tagen ebenfalls kräftige, knieförmige Krümıungen zu bekommen. — Diese Kniebildungen werden nun ausschließlich on den beschriebenen Knoten veranlasst, während die übrigen Halmtheile urchaus keine geotropische Krümmung zeigen; die Krümmung des Knotens ird dadurch bewirkt, dass seine Unterseite in der ihm ungewohnten, orizontalen Lage sich durch Wachsthum sehr kräftig verlängert, während ie Oberseite schwach oder gar nicht wächst, sich sogar gewöhnlich stark erkürzt. Dreht man das Halmstück mit den gekrümmten Knoten so, dass ie convexe Seite nunmehr nach oben zu liegen kommt, so wächst nun auch ie vorher concav gewordene frühere Oberseite des Knotens ebenso stark; ieser wird daher gerade und ist also zuletzt stark verlängert, während ein leicher Knoten an einem ebenso behandelten Halmstück, welches aber enkrecht stehen geblieben ist, keinerlei Verlängerung erkennen lässt. Die onvexe Unterseite eines stark gekrümmten Knotens erscheint glatt, durchcheinend, glänzend; die concave Oberseite dunkel und rauh von kleinen Querfalten; oft erkennt man außerdem auf dieser Seite eine tiefe Einnickung, es sieht so aus, als ob man den Knoten künstlich bis zur Einnickung gebogen hätte; offenbar rührt dies davon her, dass die Unterseite, ıdem sie sich kräftig verlängert und aufwärts krümmt, das Gewebe der berseite passiv zusammendrückt, was noch dadurch verstärkt wird, dass ieses seinerseits Wasser verliert, wie mit Bestimmtheit aus der sehr beächtlichen Verkürzung geschlossen werden kann. Von meinen sehr zahlichen hierauf bezüglichen Messungen will ich zur Illustration des Gesagten ur eine anführen: ein ungefähr 12 Mm. dicker Maisknoten war auf allen eiten 5 Mm. lang; nachdem er 6 Tage horizontal gelegen, hatte sich die

Oberseite um 0,5 Mm., also um ein Zehntel ihrer ursprünglichen Länge verkürzt, während die Unterseite sich um 7,5 Mm., also auf 12,5 Mm. verlängert hatte. In anderen Fällen war die Verkürzung der Oberseite aber noch viel beträchtlicher z. B. von 4 auf 3 Mm., während die Länge der Unterseite von 5 auf 11 Mm. wuchs. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass die Zellen der Epidermis und des Parenchyms der unteren Knotenhälfte den genannten Zahlen entsprechend sich verlängert haben, ohne jedoch Quertheilungen zu erfahren. Wie in allen ähnlichen Fällen von Wachsthumskrümmungen z. B. auch bei Ranken und wie wir nachher sehen werden bei den geotropisch gekrümmten Wurzelspitzen erscheint das Gewebe der convex gewordenen Seite großzellig und wasserreich, relativ arm an Protoplasma; dass der concaven Seite wie sehr junges Gewebe wasserarm und protoplasmareich in den kleinen Zellen.

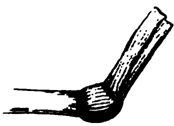


Fig. 387. Ein Halmstück des Weizens (Triticum) horizontal gelegt, mit aufwärts gekrümmtem Knoten.



Fig. 388. Ursprünglich aufrecht gewachsene, dann seit einigen Stunden umgekehrt aufgestellte Gartenbohne, um die geotropischen Krümmungen der Bewegungsorgane P P_1 P_2 zu zeigen.

Dass die Bewegungsorgane periodisch-beweglicher, zusammengesetzter Blätter geotropische Krümmungen machen können, zeigte ich zuerst 1865 in meinem Handbuch mit Hülfe der hier reproducirten Fig. 388; dieselbe stellt eine junge Gartenbohne dar, nachdem dieselbe sammt ihrem Blumentopf etwa 4—6 Stunden in umgekehrter Lage den Gipfel abwärts unter Abschluss vom Licht verweilt hatte; die Blattstiele hatten bei der Umkehrung die durch die Pfeile angedeuteten Richtungen: in Folge der geotropischen Einwirkung jedoch krümmten sich die Bewegungsorgane P P_1 P_2 in

der durch die Figur dargestellten Art und nahmen also die Blattstiele, die hrerseits durchaus nicht geotropisch sind, die dargestellten Richtungen an. Später zeigte Pfeffer, dass es sich bei diesen geotropischen Krümmungen ler Bewegungsorgane nicht um ein entsprechendes Wachsthum der abwärts gekehrten Oberseite, sondern nur um eine sehr beträchtliche mit Wasseraufnahme verbundene Ausdehnung der Zellen handelt, welche später, wenn lie Pflanze wieder aufrecht gestellt wird, sich wieder völlig nach etwa 24 Stunden ausgleicht; erst wenn die Pflanze in der umgekehrten Stellung nehrere Tage verblieben ist, tritt eine dauernde Verlängerung auf der onvexen Seite durch Wachsthum ein. Die Bewegungsorgane geben daher Gelegenheit, die von mir früher aufgestellte Theorie des Wachsthums zu bestätigen, insofern nach dieser Theorie jedem Wachsthum der Zellwände ine starke Turgordehnung vorausgeht, die hier, wie man sieht, auch dann noch, wenn sie einen sehr beträchtlichen Werth erreicht hat, rückgängig gemacht werden kann, weil das in Folge der Turgordehnung eintretende Wachsthum erst sehr spät erfolgt.

Indem ich nun zu einer näheren Beschreibung der Vorgänge bei der *geotropischen Abwärtskrümmung* übergehe, wähle ich ebenfalls wieder ein Objekt, welches in Folge der geotropischen Reizung schließlich sein freies Ende vollständig vertical stellt. Dieser Fall ist bei den Hauptwurzeln der phanerorgamen Keimpflanzen ganz gewöhnlich realisirt, obgleich auch andere Organe z. B. das erste Keimblatt vieler monocotylen Pflanzen z. B. der Küchenzwiebel und der Dattelpalme sich ebenso verhalten und auch manche, zumal aus Stämmen entspringende, Nebenwurzeln senkrecht in die Erde eindringen. Die schief abwärts wachsenden Nebenwurzeln und andere sich ähnlich verhaltende Organe lasse ich einstweilen außer Acht; es handelt sich nur darum, für den einen genannten Fall die Vorgänge klar zu legen.

Es ist bei derartigen Untersuchungen an Wurzeln nicht nur große Vorsicht, sondern auch langjährige Übung und allseitige Bekanntschaft mit pflanzenphysiologischen Dingen nöthig, um nicht in die gröbsten Irrthümer zu verfallen, wie es Charles Darwin und seinem Sohne Francis ergangen ist, die auf Grund ungeschickt angestellter und zudem falsch gedeuteter Versuche zu dem ebenso wunderlichen wie sensationellen Ergebniss gelangten, dass der Vegetationspunkt der Wurzel ähnlich wie das Gehirn einer Thieres die verschiedenen Bewegungen an der Wurzel beherrsche. Es ist nicht nöthig, hier irgendwie auf eine Widerlegung dieser Ansicht einzugehen, da dies bereits von Seite Detlefsen's in schlagendster Weise geschehen ist. Allerdings ist es mit einiger Schwierigkeit verbunden, die geotropische Reizbarkeit einer Wurzel, an welcher man den Vegetationspunkt weggeschnitten hat, noch zu constatiren. Wäre jedoch Darwin's Ansicht zutreffend, so läge es sehr nahe, dass auch bei den geotropischen Sprossen der Vegetationspunkt am Ende der Sprossaxe eine gleiche Rolle spielt; das ist nun

aber keineswegs der Fall, wie ich schon vor längerer Zeit gezeigt habe: denn Stücke von wachsenden Sprossaxen, denen man nicht nur den Vegetationspunkt, sondern den ganzen Gipfeltheil weggenommen hat, sind im Stande, kräftige, geotropische Krümmungen zu machen und sogar dünne Lamellen, welche man durch zwei Längsschnitte aus solchen entgipfelten Sprosstheilen herstellt, sind noch geotropisch reizbar.

Auch für die Wurzeln gilt der Satz, dass nur die im Längenwachsthum begriffenen Theile geotropisch reizbar, also krümmungsfähig sind und dass die Krümmung durch verändertes Wachsthum bewirkt wird. Da nun die ganze wachsende Region, wie schon früher wiederholt gezeigt wurde, auch bei dicken kräftigen Hauptwurzeln nur 8—10 Mm. lang zu sein pflegt und die Krümmung nur an den mittleren Querzonen dieses Theiles, welche im raschesten Wachsthum begriffen sind, deutlich hervortritt, so erscheint die Krümmung der Wurzeln im Allgemeinen als eine viel schärfere als bei langen geotropisch gekrümmten Sprossaxen oder mit anderen Worten, der Krümmungsradius ist viel kleiner.

Die hier nebenanstehende Fig. 389 giebt ein hinreichend klares Bild von der Art, wie eine kräftige Hauptwurzel, welche vorher senkrecht gewachsen ist, dann aber in lockere, feuchte Erde horizontal gelegt wurde, sich hinter einer dünnen Glimmerwand abwärts krümmt. Auf die Wurzel waren die bezeichneten sechs Marken mit chinesischem Tusch so aufgetragen, dass die Marke *o* den Vegetationspunkt innerhalb der Wurzelhaube bezeichnete, die anderen aber um je 2 Mm. von einander entfernt waren. Auf der durchsichtigen Glimmerwand, hinter welcher die Wurzel lag, war ein dreieckiger spitzer Index von Papier, wie ihn unsere Abbildung zeigt, aufgeklebt, um mit Hilfe desselben die Bewegungen der Wurzelspitze besser controliren zu können; die Abbildung zeigt, wie in Folge des Längenwachsthums die Marken 0, 1, 2 nach und nach an dem Index vorüberwandern, weil sie durch die Verlängerung der hinter ihnen liegenden Theile vorwärts gestoßen werden. Zugleich zeigt das Auseinanderrücken der Marken die Vertheilung des Wachsthums innerhalb dieser Region; anfangs ist es das Stück 2—3, welches sich am meisten verlängert, sodann wächst das Stück 1—2 stärker, schließlich findet sich die hauptsächliche Verlängerung in dem jüngsten Stück 0—1. — Das älteste Stück 4—5 ist während der Beobachtungszeit überhaupt nur wenig gewachsen, weil es sich bei Beginn des Ver-

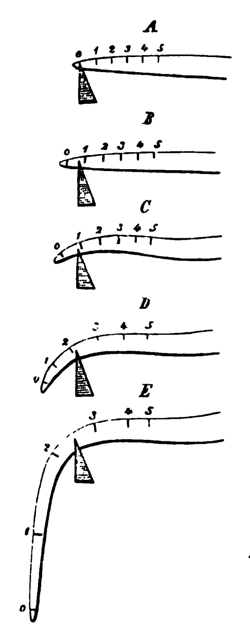


Fig. 389. Das wachsende und sich geotropisch krümmende Ende einer Keimwurzel der Feldbohne.

:hes schon am Ende seiner Wachsthumsphase befand und während des
·suches überhaupt bald zu wachsen aufhörte und ähnlich war es auch
dem Stück 3—4. Fig. *A* bezeichnet den Zustand der Wurzel am Anfang
Versuches, *B* nach einer Stunde, *C* nach zwei Stunden, *D* nach sieben,
ıach 23 Stunden.

Die Krümmung ist, wie man bemerkt, nach zwei Stunden bei *C* auf die
.ze wachsende Region vertheilt, aber überall noch schwach; nach sieben
nden bei *D* ist die Krümmung am stärksten in der Gegend 1 2 3, in
lcher auch die stärkste Verlängerung stattgefunden hat. Durch die ein-
retene Krümmung aber ist das Stück 1—2 und noch mehr das Stück
-1 in eine beinahe senkrecht abwärts gerichtete Lage gekommen, in
lcher die wirksame Componente der Schwerkraft überhaupt nur sehr
wach geotropisch einwirken kann; die anfänglich gewonnene, aber nur
r schwache Krümmung des Theiles 1—2 wird also nicht mehr wesent-
ı gefördert, wogegen jedoch 2—3 vermöge seiner günstigeren Lage, in
lcher es von der Schwerkraft noch immer unter einem ziemlich großen
nkel getroffen wird, sich noch weiter krümmt. An dieser Stelle also ist
ließlich die stärkste Krümmung vorhanden. Man bemerkt nach allem
sagten, dass der jüngste Theil 0—1 vorwiegend passiv durch die Krüm-
ng der hinter ihm liegenden Stücke abwärts gerichtet wird und
er diese verticale Richtung erreicht, so wächst er ruhig in derselben
iter fort.

Die sorgfältige Beobachtung zahlreicher Wurzeln nach dieser und an-
en Methoden lässt keinen Zweifel darüber bestehen, dass die geotropi-
en Vorgänge hier in allen Punkten wesentlich dieselben sind wie bei
' Aufwärtskrümmung der Sprossaxen, nur finden sie in der genau ent-
engesetzten Richtung statt und gerade deshalb ist es durchaus gerecht-
igt, beiderlei Erscheinungen durch die Ausdrücke positiv und negativ
unterscheiden. Auch darin stimmen, wie ich festgestellt habe, die Ab-
:tskrümmungen der Wurzeln mit den Aufwärtskrümmungen der Spross-
n überein, dass während der Krümmung eine Verlangsamung der Ver-
gerung der Wachsthumsaxe eintritt, während die convex werdende Seite
'ker, die concav werdende schwächer wächst als es bei ungestörtem
chsthum in verticaler Richtung der Fall sein würde.

Der von mir erbrachte Beweis der Übereintimmung der Vorgänge bei
positiven und negativen Krümmung war deshalb von Bedeutung, weil
ıt nur Knight, sondern auch Hofmeister die Abwärtskrümmung der
rzeln auf wesentlich andere Ursachen zurückgeführt hatten als die Auf-
tskrümmung der Sprossaxen; besonders glaubte man, die Abwärts-
nmung der Wurzel als ein bloßes Hinabsinken einer zähen teigartigen
se auffassen zu müssen; dieser Ansicht war unter Anderen schon Frank
;egen getreten; in der That ist sie durchaus falsch, wie ohne Weiteres
ırch festgestellt werden kann, dass man die sich abwärts krümmende

Wurzel nöthigt, ein Gewicht, welches viel größer ist als ihr eigenes, in Bewegung zu setzen. Ich habe zu diesem Zweck horizontale, kräftige Wurzeln mit ihren Spitzen in ein kleines, mit Wasser gefülltes Schälchen eintauchen lassen, von welchem aus ein Faden über eine Rolle geführt war, an dessen anderem Ende ein Gewicht von 1—1,5 Gramm hing. Wollte die Wurzelspitze sich abwärts krümmen, so musste sie dieses Gewicht in Bewegung setzen, was denn auch wirklich geschah. Einfacher und eleganter, aber freilich auf etwas feineren Erwägungen beruhend ist der durch unsere Fig. 390 dargellte Versuch, der zu demselben Resultat führt: eine Keimpflanze der großen Feldbohne (Vicia Faba), deren Wurzel und Keimspross völlig gerade waren, wurde an dem Korkstück *k* mittels einer Nadel so befestigt, dass die Wurzelspitze auf dem Niveau des in der Figur schwarz dargestellten Quecksilbers horizontal auflag. *n n* bezeichnet eine dünne Wasserschicht auf dem Quecksilber. Nach ungefähr 24 Stunden hatte die Keimpflanze die in der Figur dargestellte Form angenommen: der mit seiner

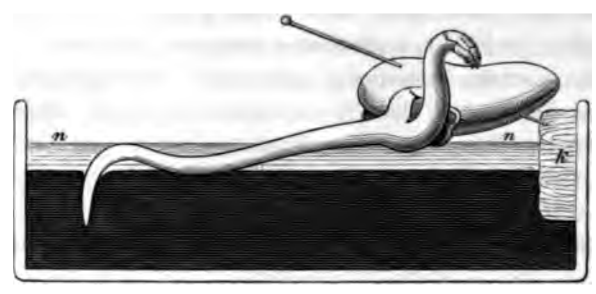


Fig. 390. Eine Keimpflanze von Vicia Faba, deren Wurzel und Keimspross sich in aufrechter Stellung gerade entwickelt hatten; dann mit dem Wurzelende horizontal auf Quecksilber gelegt. (Vgl. den Text.)

Knospe nickende Keimspross hatte sich vertical aufwärts gekrümmt; die Wurzelspitze aber hatte sich in gewohnter Weise senkrecht abwärts gerichtet, wobei sie ungefähr 1 Ctm. tief in das Quecksilber eingedrungen war, welches 13,6 mal so schwer ist, wie die wasserreiche Substanz der Wurzel; der eingedrungene Theil derselben hatte also ein Gewicht, welches 13,6 mal so groß ist als sein eigenes, verdrängt. Selbstverständlich leistete das Gewicht des Quecksilbers dem Eindringen der Wurzelspitze einen entsprechenden Widerstand, was sich in unserer Figur dadurch geltend macht, dass an der Wurzel hinter der geotropischen Krümmung eine einem liegenden *S* vergleichbare Krümmung entstanden ist. Übrigens zeigt schon das Eindringen der Wurzeln in die Erde und das Vordringen der Wurzelspitze in derselben, wobei sie die Erdtheilchen aus einander schieben muss, dass die Bewegung keineswegs mit der einer fließenden, teigigen Masse verglichen werden kann, vielmehr dringt die Wurzelspitze ähnlich wie die eines in ein Brett hinein gehämmerten Nagels oder auch etwa so, wie ein Regenwurm in die Erde ein. Bei diesem Eindringen in eine schwerere oder cohaerente Masse muss natürlich ein Stützpunkt vorhanden sein, der in

ıerer Fig. 390 durch die Befestigung des Samens mit der Nadel gegeben Fehlt ein solcher Stützpunkt, so kann die Wurzelspitze in das Queck-ıer nicht eindringen, sie macht dann schlängelnde Bewegungen auf der ərfläche desselben. Daher ist es so wichtig, dass keimende Samenkörner ıt einfach auf der Oberfläche der Erde liegen, sondern mit einer hin-:hend dicken Erdschicht bedeckt sind, durch welche sie denjenigen ;endruck erleiden, welcher dem Vordringen der Wurzel in die tieferen ichten das Gleichgewicht hält: nicht oder zu schwach bedeckte keimende ıenkörner wenden ihre Wurzelspitze zwar abwärts, können aber nicht lringen, weil das kleine Samenkorn keinen hinreichenden Gegendruck ərt. Doch ist zu bemerken, dass die Keimpflanzen mannigfaltige Einrich-gen besitzen um sich, auch wenn sie nicht oder schwach bedeckt sind, ler Erdoberfläche festzuklammern, damit die Wurzelspitze bei dem Ein-ıgen einen Gegenhalt gewinnt; nicht selten geschieht dies durch zahl-he frühzeitig entstehende Wurzelhaare, welche sich im Boden be-igen.

Viel kürzer, als über den Geotropismus kann ich mich betreffs der **lotropischen** Erscheinungen fassen, weil dieselben, wie wir gleich en werden, in allen wesentlichen Punkten mit jenen vollständig über-ıtimmen: die heliotropischen Reizwirkungen sind genau dieselben wie geotropischen, nur ist die Reizursache eine andere, nämlich das Licht.

Doch ist es zunächst nöthig, die Erscheinungen, von denen hier die .e sein soll, in ihrem äußeren Auftreten kenntlich zu machen. Bei den freien Land oder Garten wachsenden Pflanzen ist gewöhnlich von helio-ıischen Wirkungen nicht viel zu sehen, besonders dann, wenn die nzen von allen Seiten her beinahe gleichmäßig beleuchtet werden, was ch das vom Himmelsgewölbe allseitig zurückgestrahlte Licht geschieht; direkte Sonnenlicht bewirkt freilich einseitige Beleuchtung, allein die ıtquelle dreht sich sozusagen um die Pflanze herum, es findet also eine liche Wirkung statt, wie ich sie bei dem Apparat pag. 683 schon be-rieben habe; doch kann man an sehr empfindlichen Pflanzen z. B. jungen ıstengeln und Blüthensprossen der Sonnenrose, die deshalb auch nenwende (Tournesol) genannt wird, bemerken, wie ihre Gipfeltheile ı Morgen bis Abend dem Lauf der Sonne folgen, indem sie sich der-ıen beständig zuneigen.

Es kommt darauf an, dass wachsende Pflanzentheile von einer Seite allein oder doch stärker beleuchtet werden als von der entgegenge-ten; daher bemerkt man bei den meisten in einem Zimmer oder einem ıächshaus kultivirten Pflanzen sehr deutlich heliotropische Krümmungen Sprossaxen, Blattstiele und zum Theil der Blattflächen selbst; abgesehen später zu nennenden Ausnahmen richten sich die Gipfeltheile der ɔsse nach dem Fenster hin, indem sie sich auf der Zimmerseite convex mmen; die Blattstiele verhalten sich meist ähnlich und im Allgemeinen

wird durch den Heliotropismus beider der Schlusseffekt erreicht, dass die Blattflächen, wenn sie zumal auf längeren Stielen frei beweglich sind, eine solche Stellung annehmen, dass ihre Oberseite den stärksten einfallenden Lichtstrahlen ungefähr rechtwinklig sich darbietet, womit auch zugleich der Zweck der heliotropischen Krümmungen in der Hauptsache erkannt ist: im Verein mit den geotropischen Eigenschaften wirkt der Heliotropismus der Sprossaxen und Blätter dahin, diesen Organen die zum Gedeihen der Pflanze günstige Lage zu geben. In diesem Sinne ist es auch aufzufassen, dass manche Organe besonderen Lebensverhältnissen der Pflanze entsprechend sich mit ihren freien Enden von der Lichtquelle hinweg nach der dunkelsten Seite hinwenden, sich also negativ heliotropisch verhalten gegenüber den vorhin beschriebenen positiv heliotropischen, so z. B. die zum Klettern dienenden Luftwurzeln der Aroideen u. a., ebenso die kletternden Sprossaxen unseres gemeinen Epheus, die, wenn man ihn im Zimmer kultivirt, sich immer rückwärts vom Fenster hinweg zu krümmen suchen. Sehr merkwürdig ist es aber, dass auch die sonst unterirdisch wachsenden Wurzeln, wenn sie in durchsichtigem Wasser oder in feuchter Luft kultivirt werden, sich als heliotropisch erweisen und zwar manche derselben als positiv, andere als negativ; diese Wurzeln besitzen also in ihrem Heliotropismus eine Form der Reizbarkeit, von der sie unter normalen Lebensverhältnissen gar keinen Nutzen ziehen, die ihnen also gewiss nicht nach DARWIN'schen Grundsätzen angezüchtet worden sein kann.

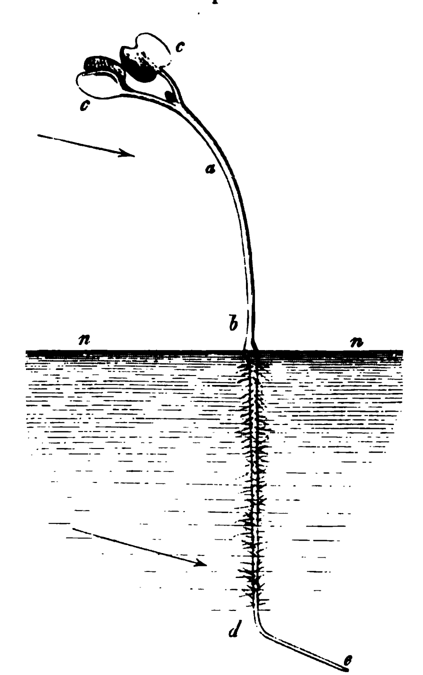


Fig. 391. Keimpflanze vom weißen Senf (Sinapis alba) mit heliotropischer Krümmung der Sprossaxe und der Wurzel.

Indessen sollten diese Bemerkungen nur zur vorläufigen Orientirung dienen. Um die Erscheinungen selbst näher zu präcisiren, wenden wir uns an ein sehr einfaches Experiment: Wir nehmen an, die Keimpflanze von weißem Senf (Sinapis alba), welche in der hier beistehenden Fig. 391 dargestellt ist, tauche mit ihrer Wurzel *bde* in klares Wasser *nn*, welches in einer durchsichtigen Krystallisirschale enthalten ist. Wir nehmen ferner an, die Pflanze, in irgend einer zweckmäßigen Weise in dieser Lage befestigt, habe bisher entweder in einem finstern Raum oder auf einer horizontal drehenden Scheibe am Licht gestanden, sie sei also gar nicht oder allseitig gleich beleuchtet worden. In beiden Fällen

hst die Keimwurzel vollkommen senkrecht abwärts, der Keimstengel *ab* crecht aufwärts. Nun stellen wir das Gefäß mitten in ein Zimmer, so die Pflanze von links her, wie die Pfeile andeuten, beleuchtet wird, besten so, dass die Lichtstrahlen die Wurzel und den Spross rechtwinkoder doch beinahe so treffen. Schon nach 1—2 Stunden bemerkt man n, dass die wachsenden Theile unserer Pflanze die in der Figur dargeten Krümmungen gemacht haben, die nach einigen Stunden noch behtlich stärker sind; der Keimstengel hat sich dem leuchtenden Fenster eneigt, die beleuchtete Seite ist concav geworden, er ist positiv helioisch und weil um diese Zeit das Organ noch in den oberen zwei Dritteln er Länge im Wachsthum begriffen ist, hat sich auch diese ganze Region rümmt: der untere schon ausgewachsene Theil ist gerade geblieben.

Die Wurzel unserer Pflanze ist negativ heliotropisch, sie hat sich bei *d*, diese Stelle noch im Wachsthum begriffen war, so gekrümmt, dass die vexe Seite der Lichtquelle zu, die freie Wurzelspitze *e* dementsprechend dieser weggewendet ist. Der vor Beginn des Versuches schon ausgehsene Theil der Wurzel *bd* ist vollkommen gerade geblieben.

Die positive und negative Krümmung heliotropischer Theile liegt in selben verticalen Ebene, welche von der Lichtquelle nach der dunkel- Seite des Zimmers hin gedacht werden kann.

Mit dem Gesagten ist das heliotropische Verhalten der meisten Pflanhinlänglich bezeichnet; freilich giebt es auch andere Fälle, ähnlich wie dem Geotropismus, wo in Folge des Lichtreizes wachsende Pflanzentheile quer oder schief zum einfallenden Lichtstrahl zu stellen versuchen, h komme ich auf diese und andere Fälle in der nächsten Vorlesung zu en, hier fassen wir einstweilen nur den an unserer Figur erläuterten ischen Fall ins Auge.

Bei unserer Versuchspflanze in Fig. 391 kann nun aber eigentlich der der positive noch der negative Heliotropismus zu voller Geltung gegen, denn die fraglichen Organe sind zugleich auch geotropisch reizbar: mt nun in Folge des Lichtreizes der Gipfeltheil bei *a* eine schiefe oder horizontale Lage an, so verfällt derselbe der geotropischen Reizung und bt in Folge dessen sich aufzurichten: die nach mehreren Stunden wirk- vorhandene Krümmung resultirt daher aus zwei Bestrebungen: der gung zum Licht und dem Streben sich aufzurichten; der Keimspross belet sich in einem labilen Gleichgewicht zwischen beiden einander entengesetzten Kräften: beschattet man die Pflanze, so richtet sich der mspross auf, weil dann die heliotropische Krümmung schwächer wird, euchtet man sie stärker, so überwiegt die heliotropische Krümmung r das geotropische Aufrichtungsstreben und dieselben Erwägungen nur entgegengesetztem Resultat würden bezüglich der negativen Wurzelmmung zu machen sein.

Will man daher zum Zweck genauer Untersuchungen die heliotropi-

schen Krümmungen in ihrer reinen Form sichtbar machen, so muss die geotropische Wirkung ausgeschlossen werden, was dadurch geschehen kann, dass man die Pflanzen an dem vorhin pag. 836 beschriebenen Klinostaten befestigt und die Axe desselben so stellt, dass sie rechtwinklig gegen die Fensterscheiben gerichtet ist; befestigt man die Pflanzen dabei so, dass sie rechtwinklig zur Klinostatenaxe stehen, sich also in einer Ebene drehen, welche parallel zu den Fensterscheiben steht, so ist die geotropische Wirkung ausgeschlossen, während die Pflanze beständig von einer Seite her beleuchtet wird und daher die heliotropische Reizwirkung frei von Nebeneinflüssen zeigen kann. In dieser Art hat Hermann Müller (aus Thurgau), damals mein Assistent, während des Sommers 1874 und 75 eine lange Reihe von Untersuchungen über den Heliotropismus mit vielem Geschick und bestem Erfolg angestellt.

Die Aufgabe seiner Untersuchung war durch theoretische Erwägungen gegeben, welche ich zu jener Zeit über die wahre Natur des Heliotropismus anstellte. Es galt nämlich, die veraltete und nicht mehr brauchbare, zu ihrer Zeit jedoch sehr wahrscheinliche Ansicht von Pyrame de Candolle zu widerlegen. Dieser betrachtete nämlich die heliotropische Krümmung als Folge einseitigen Etiolements; da die Sprossaxen im Finstern oder im Schatten sich rascher verlängern als bei allseitiger stärkerer Beleuchtung, so nahm er an, dass bei der heliotropischen Krümmung die von der Lichtquelle abgewendete Seite rascher wächst als die beleuchtete. Diese Erklärung schien für die gewöhnlichen positiv heliotropischen Theile ganz ausreichend, allein schon verschiedene andere Beobachter hatten vergeblich versucht, auf Grund von de Candolle's Theorie auch die negativ heliotropische Krümmung zu erklären; man konnte unter Anderem allenfalls annehmen, dass negativ heliotropische Organe z. B. unsere Senfwurzel oder die Luftwurzeln der Aroideen im Finstern langsamer wachsen als am Licht. Allein schon frühere in meinem Laboratorium von Wolkoff gemachte Beobachtungen widersprachen dieser Annahme und Hermann Müller bewies, dass in der That auch die negativ heliotropischen Wurzeln geradeso wie die positiv heliotropischen im Finstern rascher wachsen als im Licht und dasselbe ging schon aus viel älteren Beobachtungen von Schmitz an den negativ heliotropischen, selbstleuchtenden Myceliumsträngen der Rhizomorphen hervor. Dies Alles zeigt, dass die de Candolle'sche Theorie, obgleich sie scheinbar den positiven Heliotropismus erklärt, doch keineswegs auf den negativen übertragen werden kann. Nun stimmen aber positive und negative Organe in ihrem Heliotropismus geradeso wie betreffs des Geotropismus vollständig überein, nur dass die Wirkungen selbst in beiden Fällen entgegengesetzte positive oder negative sind. Nachdem ich diese Übereinstimmung betreffs des positiven und negativen Geotropismus früher festgestellt hatte, konnte ich nach der ganzen Sachlage, die hier freilich nur angedeutet wird, kaum noch zweifeln, dass betreffs des positiven und negativen Heliotropismus

ganz dasselbe gelten werde. Daraus folgte aber, dass der von de Candolle eingenommene Standpunkt zu verlassen sei und dass der ganze Heliotropismus überhaupt ganz anders aufgefasst werden müsse — eine Ansicht, die für mich noch dadurch an Gewicht gewann, dass nach allen damals bekannten Thatsachen eine auffallende Übereinstimmung zwischen heliotropischen und geotropischen Wirkungen besteht und zugleich war ich schon damals zu der Ansicht gelangt, dass Geotropismus und Heliotropismus als Reizerscheinungen aufzufassen sind — und im Anschluss an diese Erwägungen gelangte ich zu dem Resultat, dass es sich bei den heliotropischen Krümmungen gar nicht darum handle, dass die eine Seite des Pflanzentheils stärker als die andere beleuchtet sei, dass es vielmehr nur auf die Richtung ankomme, in welcher der Lichtstrahl die Pflanzensubstanz durchsetzt. Wahrscheinlich wurde mir diese Ansicht schon dadurch, dass auch sehr dünne und im höchsten Grade durchsichtige Organe stark heliotropische Krümmungen machen können — Organe also, bei denen die der Lichtquelle zugekehrte Seite nur wenig heller ist als die andere. So sind z. B. die Wurzelschläuche der Marchantien negativ, die sehr dünnen und durchscheinenden Fruchtträger von Mucor positiv heliotropisch; auch unter hochorganisirten Pflanzen findet man ähnliches: dünnere Stengel der Balsaminen sind in hohem Grade durchscheinend und doch zugleich stark heliotropisch, während man nach de Candolle's Theorie voraussetzen müsste, dass der Heliotropismus um so stärker hervortritt, je weniger das auf der einen Seite einfallende Licht bis in das Gewebe der Schattenseite eindringt.

Dass es sich bei den geotropischen Krümmungen nur um die Richtung, in welcher die Schwerkraft auf die Pflanzentheile einwirkt, handelt, dass nicht etwa von einer stärkeren Affektion der Unterseite und einer schwächeren der Oberseite durch die Schwere die Rede sein kann, bedarf keines Beweises; meine soeben angedeuteten Überlegungen führten mich nun zu dem Schluss, dass auch bei den heliotropischen Krümmungen es nicht auf eine *Differenz der Intensität* der einwirkenden Kraft auf entgegengesetzten Seiten des Organs ankommen möchte, dass vielmehr die heliotropische Wirkung dadurch hervorgerufen wird, dass die Lichtstrahlen das Pflanzengewebe oder auch nur einzelne Zellen in einer *bestimmten Richtung* durchsetzen.

Diese Ansicht konnte zunächst dadurch zu einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit erhoben werden, wenn es gelang, zwischen den Lichtstrahlen und der heliotropischen Krümmung ganz dieselben Beziehungen nachzuweisen, welche ich für die geotropischen Krümmungen betreffs der Schwerkraft festgestellt hatte. Diesen von mir geforderten Nachweis nun hat Hermann Müller Punkt für Punkt geliefert. Leider gestattet jedoch der hier gegönnte Raum, nicht auf die einzelnen seiner Nachweise specieller einzugehen; ich verweise vielmehr auf die in der Anmerkung bezeichnete treffliche Abhandlung Müller's.

Ich habe seit beinahe 8 Jahren keine Thatsache finden können, die der von mir aufgestellten Theorie widerspräche, dagegen sind zahlreiche erst in den letzten Jahren constatirte Thatsache zu Gunsten derselben zu deuten: auch bei dem Einfluss des Lichtes auf die Schwärmsporenbewegung kann es sich nur um die Richtung der Lichtstrahlen, aber nicht darum handeln, ob die Schwärmspore vorn oder hinten stärker beleuchtet sei. Dasselbe gilt für die Protoplasmabewegungen, in Folge deren die Chlorophyllkörner in den Zellen wandern. Mit diesen und anderen durch das Licht an Pflanzen hervorgerufenen Bewegungen stimmen aber die heliotropischen Krümmungen auch darin überein, dass sie vorwiegend durch die stark brechbaren Lichtstrahlen hervorgerufen werden. Stellt man Keimpflanzen, wie in unserer Fig. 358, in einen Kasten, der nur solches Licht empfängt, welches durch eine Auflösung von doppeltchromsaurem Kali gegangen ist, so findet gar keine heliotropische Wirkung statt; dieses Licht aber enthält nur rothe, orange, gelbe und zum Theil grüne Strahlen und erscheint dem Auge sehr hell. Stellt man die Pflanzen in einen eben solchen Kasten, in welchen das Licht durch eine dunkelblaue Lösung von Kupferoxydammoniak einfällt, so treten die heliotropischen Krümmungen mit derselben Energie ein, als ob die Pflanzen dem vollen Tageslicht ausgesetzt wären; dieses blaue Licht aber enthält nur die blauen, violetten und ultravioletten Strahlen des Tageslichtes. Ganz dieselben Resultate erhalte ich, wenn das Licht durch farbige Glasscheiben auf die Pflanze fällt: Hinter einer sehr dunkelblauen Kobaltglasscheibe, welche außer der ganzen blauen Hälfte des Spektrums auch rothe Strahlen durchlässt, erfolgen die heliotropischen Krümmungen wie in gewöhnlichem Tageslicht; hinter einer dunkelrothen Rubinglasscheibe, welche beinahe nur rothen Strahlen den Durchgang gestattet, erfolgt keinerlei Krümmung.

Guillemain beobachtete Keimpflanzen in den verschiedenen Theilen des Sonnenspektrums selbst und kam zu dem Schluss, dass die heliotropische Krümmung unter dem Einfluss aller Strahlen zu Stande kommt mit Ausschluss der am wenigsten brechbaren Wärmestrahlen. Eine maximale Wirkung soll nach ihm von ultrarothen und von den ultravioletten Strahlen erzeugt werden. Wiesner dagegen findet, dass im objektiven Sonnenspektrum sämmtliche Strahlengattungen vom Ultraroth bis Ultraviolett nur mit Ausnahme der gelben heliotropisch wirken; die größte reizende Kraft liege immer an der Grenze von Violett und Ultraviolett, von hier aus sinke die Wirkung allmählig bis in das Grün, im gelben Theil des Spektrums sei dieselbe gleich Null, von dort aus beginne sie wieder im Orange und steige bis zum Ultraroth, wo ein Maximum erreicht wird, welches kleiner ist als das erstgenannte. Im gelben Theil des Spektrums ist nach Wiesner nicht nur gar keine heliotropische Wirkung zu bemerken, sondern es scheine sogar durch seinen Einfluss die Wirkung der orange und gelben Strahlen vermindert zu werden.

e Beobachtungen hinter farbigen Schirmen stimmen also nicht genau
en im objektiven Sonnenspektrum; ich habe jedoch schon in meinem
ch 1865 pag. 42 darauf hingewiesen, dass mit der letzteren Beob-
smethode gewisse Fehlerquellen verbunden sind und überhaupt
e Akten über den Gegenstand noch nicht geschlossen.
wäre nun schließlich die Frage zu behandeln, in welcher Art so-
ie Schwerkraft wie auch die Lichtstrahlen auf die Wachsthums-
ge einwirken, um die geotropischen und heliotropischen Krümmun-
veranlassen; trotz vielfacher Bemühungen ist aber darüber so gut
hts bekannt. Dass mit Eintritt der Krümmung die Turgescenz viel-
Organe auf der convex werdenden Seite zunimmt, versteht sich im
von selbst; die Frage ist eben, warum dies geschieht, wenn die
e oder der Lichtstrahl ein geotropisches oder heliotropisches Organ
er schief zu seiner Längsaxe trifft und warum die Wirkung aufhört,
diese letztere die Richtung der Schwerkraft oder des Lichtstrahls
nmen hat. Eine vollkommen klare und strenge Fassung gewinnt die
ber erst, wenn man die geotropischen und heliotropischen Krüm-
der nicht cellulären Pflanzen in Betracht zieht, wo es sich also um
und negative Krümmungen einfacher Schläuche handelt, wo von
ifferenz der Turgorspannung auf der convexen und concaven Seite
ans keine Rede sein kann. Es ist ein schlechter Nothbehelf, die
ischen und heliotropischen Vorgänge vielzelliger Pflanzen für sich
n zu wollen, um bei den nicht cellulären andere Erklärungen zu
und zwar aus einem sehr einfachen Grunde: denken wir uns etwa
Keimstengel oder der Keimwurzel unserer oben betrachteten Si-
anze eine einzelne Zelle, welche in einem gekrümmten Theile liegt,
ilt sich diese eine Zelle geradeso wie ein gekrümmter, nicht cellu-
hlauch von Mucor, Vaucheria oder sonst ein derartiges Organ.

Anmerkung zur XXXIX. Vorlesung.

Die ältere Literatur sowohl über den Geotropismus wie über den Heliotropismus bis zum Jahre 1865 findet man in meinem Handbuch der Exp.-Phys. pag. 38 ff. und pag. 88—112 kritisch zusammengestellt.

Von neueren Arbeiten über den Geotropismus werden dem Anfänger wohl folgende am förderlichsten sein:

SACHS, »Längenwachsthum der Ober- und Unterseite horizontal gelegter, sich aufwärts krümmender Sprosse«, Arb. d. bot. Inst. Wzbg. Bd. I, pag. 193.

SACHS, »Über das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln«, ebenda Bd. I, pag. 385 u. 584.

SACHS, »Über Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel«, Flora 1873, pag. 321 ff.

SACHS, »Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsens«, Arb. d. bot. Inst. Wrzbg. Bd. II, pag. 209 — wo ich den schon in meinem Handbuch 1865 der Idee nach angedeuteten Klinostaten und die horizontale Drehung als Mittel zur Ausschließung heliotropischer Krümmungen beschrieben habe.

Die im Text erwähnte Arbeit von DETLEFSEN: »Über die von DARWIN behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitzen« findet sich ebenfalls im II. Bande der Arb. d. bot. Inst. in Wrzbg. pag. 627.

Schließlich verweise ich betreffs der geotropischen Krümmungen auf die ausführliche Darstellung in meinem Lehrbuch, IV. Aufl. 1874, pag. 811 ff.

Von neueren Arbeiten über den Heliotropismus nenne ich nur folgende:

HERMANN MÜLLER (Thurgau), »Über Heliotropismus«, Flora 1876, Nro. 5 und 6; — ich habe hierbei zu bemerken, dass meine neue Theorie des Heliotropismus in der Einleitung zu dieser Abhandlung zuerst ausgesprochen worden ist und dass MÜLLER dies ausdrücklich hervorhebt; ich kann sogar hinzufügen, dass die betreffende Einleitung aus meinen eigenen Worten besteht; es ist daher geradezu unanständig, wenn einzelne neuere Schriftsteller meine Theorie als die MÜLLER'sche bezeichnen. In scharfen Gegensatz zu meiner Theorie des Heliotropismus stellt sich JULIUS WIESNER in seiner sehr ausgedehnten Abhandlung: »Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich«, Denkschriften der kaiserl. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. 39, 1878 und Bd. 43, 1880. Ich kann es mit ruhiger Zuversicht der Zukunft überlassen, in der Sache zu entscheiden und hege nicht den leisesten Zweifel, dass meine Theorie, sobald sie nur überhaupt verstanden wird, sich allseitigen Eingang verschafft.

XL. Vorlesung.

Die Anisotropie der Pflanzenorgane.

Mit dem in der Überschrift gebrauchten Ausdruck bezeichne ich die ıatsache, dass die verschiedenen Organe einer Pflanze unter der Einwir- ıng derselben äußeren Kräfte die mannigfaltigsten Wachsthumsrichtun- n annehmen. Man muss sich dabei erinnern, dass die Richtung, in elcher irgend ein Pflanzentheil wächst, durch seine geotropische und ·liotropische Reizbarkeit bestimmt wird und weiterhin werden wir sehen, ıss auch noch andere äußere Einwirkungen in ähnlichem Sinne thätig sind.

Bevor wir diese die ganze Pflanzenwelt beherrschende Thatsache in ren ursächlichen Beziehungen zu verstehen suchen, wird es jedoch gut ·in, die Thatsache selbst an einigen Beispielen klar und anschaulich zu ıachen: bei sehr zahlreichen Landpflanzen wächst der ursprüngliche Keim- ɔross senkrecht aufwärts, die Keimwurzel senkrecht abwärts und wie wir esehen haben, beides in Folge ihrer Empfindlichkeit für die Einwirkung er Schwerkraft, solange nicht etwa durch einseitige Beleuchtung helio- opische Krümmungen die verticalen Wachsthumsrichtungen in schiefe Lage ringen. Allein die Nebenwurzeln von derartigen Pflanzen z. B. einer ɔnnenrose, eines Ricinus, einer Tanne u. s. w. wachsen entweder hori- ›ntal oder schief abwärts und die aus ihnen entspringenden Nebenwurzeln veiter und höherer Ordnung können je nach ihrem Ursprung nach allen ichtungen des Raumes gerade fortwachsen; ganz ähnlich ist es mit den itlichen Aussprossungen der verticalen Sprossaxe, welche sich aus dem eimstengel entwickelt; die Blätter derselben gewinnen schiefe oder zu- eilen horizontale Stellung, die Oberseite ist immer dem Licht zugekehrt; e Seitensprosse wachsen horizontal oder unter einem schiefen Winkel ıfwärts.

In anderen Fällen dagegen wächst schon der aus der Keimpflanze her- rgehende Hauptspross horizontal und bildet auf seiner Unterseite vertical wärts wachsende Wurzeln, auf seinen Flanken oder seiner Oberseite Blät- ·, welche auf vertical aufgerichteten Blattstielen horizontal ausgebreitete

Blattspreiten tragen, wie z. B. bei Marsilia Fig. 392 und Gleiches wurde bereits bei Fig. 55 pag. 73 von unserem Adlerfarn (Pteris aquilina) früher erwähnt.



Fig. 392. Marsilia salvatrix, vorderer Theil des Stammes mit Blättern in 1/2 der natürl. Größe; *K* Endknospe, *bb* Blätter, *ff* die Sporenfrüchte, bei *x* aus den Blattstielen entspringend.

Bei manchen Knollen- und Zwiebelpflanzen, besonders auffallend bei manchen Aroideen wie Sauromatum, erheben sich ebenfalls die aus dem unterirdischen Centralkörper entspringenden mächtigen Blattstiele senkrecht aufwärts wie der Stamm einer Tanne.

Wieder anders ist es z. B. bei dem Epheu, dessen Sprosse senkrecht oder schief oder horizontal einer Mauer, Felswand oder einem Baumstamm angepresst fortwachsen, während die Blattstiele von dieser Unterlage sich wegwenden, um ihre Blattfläche dem einfallenden Licht rechtwinklig darzubieten, wogegen die Luftwurzeln sich von dem Licht abwenden und der verticalen Unterlage dicht anschmiegen.

Wenn Hutpilze aus der Walderde hervorwachsen, so stellt sich der Strunk, der im Grunde nichts anderes ist als eine Sprossaxe, vertical aufrecht, der schirmförmige Hut aber horizontal und die auf seiner Unterseite sitzenden blattförmigen röhrigen oder zapfenförmigen Hymenien, an denen die Sporen entstehen, richten sich abwärts. Ich habe schon 1860 gezeigt, dass dies bei den Pilzen auf geotropischer Empfindlichkeit beruht; denn stellt man einen noch im Wachsthum begriffenen Hutpilz horizontal, so richtet sich der Strunk vertical aufwärts, bis der Hut horizontal steht; hindert man ihn jedoch an dieser Aufrichtung oder erfolgt sie nicht schnell genug, dann machen die Blätter, Röhren oder Zapfen des Hymeniums energische Abwärtskrümmungen wie die Hauptwurzelenden.

Auch Hutpilze ohne Stiel, wie sie so häufig aus Baumstämmen herauswachsen, zeigen eine ähnliche Anisotropie ihrer verschiedenen Theile; wie unsere Fig. 393 zeigt, wachsen z. B. aus einem horizontal liegenden Baumstamm Hutpilze sowohl aus der Oberseite desselben wie aus den Flanken

hervor, aber immer so, dass die sterile Hutsubstanz selbst eine horizontale Lage anzunehmen sucht, während die sporenbildenden Hymenialauswüchse sich senkrecht abwärts richten.

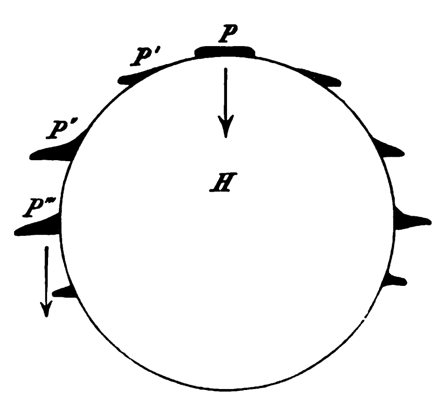


Fig. 393. *H* Querschnitt eines Baumstammes, auf welchem Pilze (der Gattung Telephora) *P*—*P'''* wachsen.

Ganz ähnlichen Thatsachen der Anisotropie begegnen wir bei den nicht cellulären Pflanzen, z. B. den auch sonst so überaus lehrreichen Mucorineen; säet man die Sporen eines Mucor oder Phycomyces auf einen feuchten Brodwürfel *B* aus, der wie in unserer Fig. 394 durch eine Nadel *N' N* an dem Deckel eines großen unten mit Wasser bedeckten Glascylinders befestigt ist, so verbreitet sich das wurzelähnliche Mycelium in

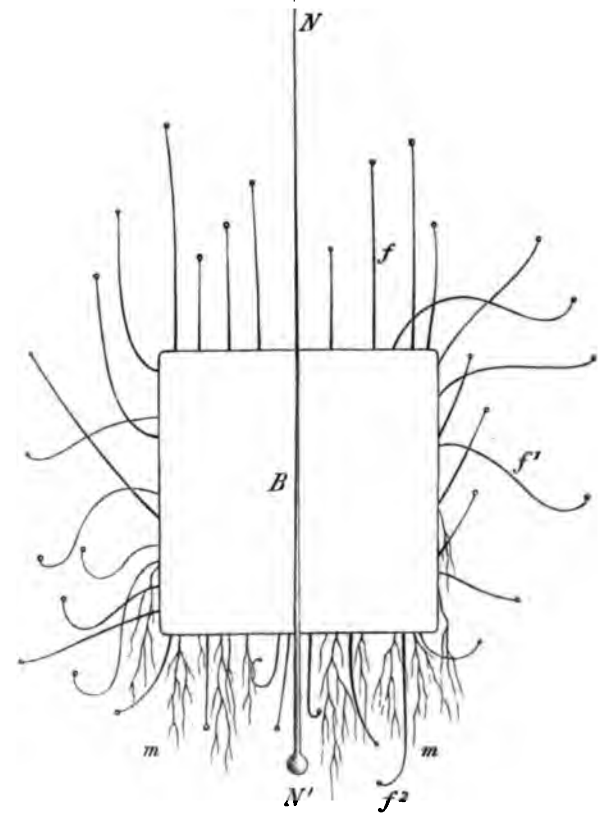


Fig. 394. (Vergl. den Text.)

der Substanz des Brodwürfels und nach einigen Tagen entstehen an sämmt-

lichen Oberflächen desselben schlanke, dünne Fruchtträger, welche auf der horizontalen Oberfläche des Brodwürfels sofort gerade aufwärts wachsen, an der horizontalen Unterfläche und an den verticalen Seitenflächen desselben stehen sie anfangs senkrecht, auf diesen aus Gründen, die später einleuchten werden, richten sich später aber geotropisch auf, wie die bei *f'* unserer Figur zeigen; das Mycelium unseres Pilzes aber verhält sich genau wie ein Wurzelsystem: nachdem es das ernährende Brodsubstrat durchwachsen hat, kommen einzelne Auszweigungen des Myceliums auch aus den Seitenflächen des Brodwürfels, besonders aber aus der horizontalen Unterfläche desselben hervor, um in der feuchten Luft abwärts zu wachsen, während ihre seitlichen Auszweigungen schiefe Richtungen annehmen.

Ob nun Pflanzentheile aufwärts, abwärts, horizontal oder schief wachsen, hängt keineswegs von ihrer sogenannten morphologischen Natur ab: Organe, welche von der beschreibenden Botanik aus guten Gründen mit gleichem Namen belegt werden, können doch bei verschiedenen Pflanzenarten ganz verschiedene Wachsthumsrichtungen zeigen: Sprossaxen können, wie schon gesagt wurde, senkrecht aufwärts, schief oder horizontal wachsen, aber auch vertical abwärts, was nicht selten bei Seitensprossen perennirender Stauden und Wasserpflanzen geschieht. So dringen die ersten Seitensprosse mancher lippenblüthigen Pflanzen, ebenso die der Equiseten oder Schachtelhalme gleich Hauptwurzeln senkrecht in die Erde ein und ganz ähnlich verhalten sich gewisse Seitensprosse der Rhizome unseres Rohrkolbens (Typha), des Sparganium, mancher Potamogeton-Arten und viele andere. Auch wurde schon darauf hingewiesen, dass Blätter horizontal, schief oder auch aufrecht wachsen können; es giebt aber auch nicht wenige Blattgebilde, welche gleich Keimwurzeln senkrecht abwärts wachsen oder, besser gesagt, negativ geotropisch sind: besonders eclatante Beispiele dieser Art findet man bei den ersten Keimblättern oder Cotyledonen vieler monocotylen Pflanzen, z. B., wie unsere Fig. 395 zeigt, bei unserer gemeinen Küchenzwiebel, bei welcher die Keimwurzel sammt der Keimknospe dadurch aus der Samenschale hervorgeschoben wird, dass zunächst das erste fadenförmige Keimblatt sich kräftig verlängert; liegt der Same so auf oder in der Erde, dass durch diese Verlängerung wie in *B* unserer Figur das Wurzelende aufwärts gerichtet ist, so krümmt sich nicht dieses, sondern das Keimblatt geotropisch abwärts, so dass die Wurzelspitze genöthigt ist, in den Boden einzudringen (*C* und *D*).

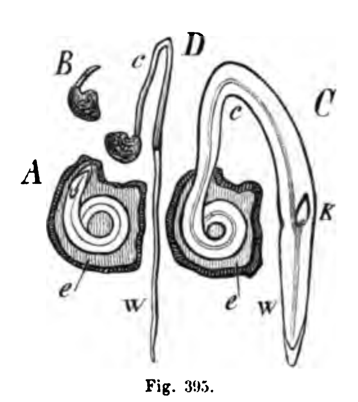


Fig. 395.

Für den in derartigen Dingen noch nicht Bewanderten kann es etwas recht Überraschendes haben, bei der Keimung der Wassernuss (Trapa

atans) zu bemerken, dass das Wurzelende (*w* in Fig. 396) der Keimpflanze nstatt in den Boden einzudringen sich senkrecht aufwärts richtet, allein as Überraschende ist nur scheinbar, der ganze Theil *h* gehört nämlich gar icht zur Keimwurzel, sondern bildet as sogenannte hypocotyle Stengelglied, ie Wurzelanlage bei *w* ist völlig verümmert, überhaupt nicht gewachsen nd konnte also auch keine geotropische .bwärtskrümmung ausführen. Übrigens ekommt man auch bei anderen Keimflanzen eine ähnliche Erscheinung, 'enn man sie aus der Erde nimmt und twa flach auf einen feuchten Teller ɜgt; ist bereits ein Stück des Keimɩengels entwickelt, stecken aber die otyledonen noch im Samen und ist ieser hinreichend schwer, so bleibt er ı Folge seines größeren Gewichtes egen, während in Folge der geotropiːhen Aufwärtskrümmung des Keim-engels das Wurzelende, weil es leich-ɾr ist, emporgehoben wird; freilich ɜnn in diesem Fall, wenn die Keimurzel weiter wächst, eine Abwärtsrümmung am Ende derselben eintre-n. Der Geotropismus bewirkt eben ɾradeso wie der Heliotropismus nur ie früher beschriebene Krümmung des npfindlichen Organs; welches Ende ɜsselben dabei aufgerichtet wird, hängt ganz und gar von der Lage des efestigungspunktes ab.

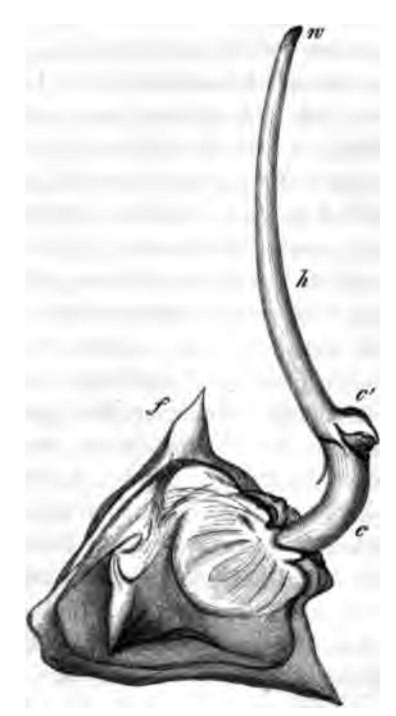


Fig. 396. Keimende Wassernuss (Trapa natans); *f* die Fruchtschale; *w* die abortirte Wurzel; *h* das hypocotyle Sprossglied; *c* Stiel des im Samen steckenden großen Keimblattes, *c'* das kleine andere Keimblatt; zwischen beiden die Knospe des Hauptsprosses.

Diese Beispiele werden zur Genüge zeigen, dass es sich bei der Aniso-opie um eine der allgemeinsten Eigenschaften der pflanzlichen Organiıtion handelt; es wäre sogar ganz unmöglich, uns irgend eine Vorstellung avon zu machen, wie die Pflanzen aussehen würden und leben könnten, 'enn ihre verschiedenen Organe nicht anisotrop wären und da ihre Aniso-opie überhaupt nichts anderes ist, als der Ausdruck ihrer verschiedenen eizbarkeit für den Einfluss der Schwere, des Lichts, wozu sich in manchen ällen noch eine Empfindlichkeit für ungleichmäßige Vertheilung der euchtigkeit in der Umgebung und wohl noch manche weniger bekannte influsse gesellen, so leuchtet zugleich ein, dass es die verschiedene Reizarkeit der Organe ist, aus welcher überhaupt die äußere Gestaltung der flanzen entspringt — ein Satz, von dem ich schon in den organographi-

schen Vorlesungen ausgegangen bin. Auch die wichtigsten Verschiedenheiten in der Lebensweise der Pflanzen sind der Ausdruck der verschiedenen Vertheilung der Anisotropie, wofür sich unzählige Beispiele anführen ließen. Gewöhnlich, um nur Einiges zu nennen, wächst der Stamm der Palmen vertical aufwärts, es giebt aber auch Palmen (Sabal), deren Hauptstamm mit seiner die großen Laubblätter erzeugenden Knospe abwärts in die Erde sich einbohrt und weil er dort als dicke Masse nicht vordringen kann, so schiebt sich der alte, eigentlich untere Theil des Stammes aufwärts immer höher über die Erde hervor; ebenso liegt der große Unterschied unseres gemeinen Epheus gegenüber seinen Familienverwandten, den meisten Araliaceen, in der Verschiedenheit ihrer beiderseitigen Anisotropien: der Epheu klettert mit seinen Sprossaxen, während die anderen ihre Laubsprosse, ohne zu klettern, selbstständig aufrichten. Der Epheu lehrt uns sogar noch eine andere wichtige Thatsache kennen, dass nämlich die Vertheilung der Anisotropie bei einer und derselben Pflanze sich in verschiedenen Lebensperioden ändern kann; es ist bekannt, dass die Laubsprosse des Epheus nicht immer klettern, sondern bei hinreichendem Alter der Pflanze werden Laubsprosse erzeugt, welche selbstständig aufwärts wachsen, dann auch anders geformte und gestellte Blätter und endlich Blüthen und Früchte bilden. Sehr gewöhnlich ist ein anderer Fall dieser Art bei Pflanzen mit Ausläufern oder Stolonen, wofür die Erdbeeren wohl das bekannteste Beispiel geben; ihre meterlangen, oberirdischen Stolonen wachsen horizontal, zuletzt aber ändert sich an ihrer Endknospe dieser Charakter: sie erzeugt plötzlich große Laubblätter in Form einer Rosette und aufrecht wachsende Blüthensprosse; ein ganz ähnliches Verhalten findet man bei zahlreichen, unterirdischen Stolonen, z. B. bei der in Baumgärten so häufigen Umbellifere Aegopodium podagraria, die deshalb zu den lästigsten Unkräutern zählt. Um einen Fall ganz anderer Art hervorzuheben, beruht der große Unterschied der Gesammtform der Pyramidenpappel gegenüber der Schwarzpappel und anderen Arten wesentlich in der Verzweigung ihrer Astkronen: bei der Pyramidenpappel wenden sich sämmtliche Äste scharf aufwärts, während sie bei den anderen Arten unter großem Winkel vom Hauptstamme abstehen und gerade diese Verschiedenheit kann durch Varietätenbildung, also durch sehr geringe innere Veränderungen hervorgerufen werden. Eine große Zahl verschiedenster Holzpflanzen, die sonst eine breite, sperrige Astkrone bilden, erzeugt Varietäten von der Form der Pyramidenpappel unter Anderem der gemeine Wachholder (Juniperus communis), der sogar noch eine dritte Varietät, strauchförmig mit auf der Erde hingebreiteten Ästen, erzeugt.

Doch sollen alle diese Angaben im Grunde nur zeigen, um was es sich bei der Anisotropie eigentlich handelt. Nun aber ist es Zeit, uns die Sache etwas näher anzusehen. Bei der Erforschung von Naturerscheinungen, welche in sehr mannigfaltiger Form auftreten, in denen man aber irgend

etwas Gemeinsames als das Wesentliche und Wichtige herausfühlt, ist es immer gut, zuerst Ordnung zu machen, die Verschiedenheiten auf möglichst wenige Typen zurückzuführen. Dies kann in unserem Fall am zweckmäßigsten dadurch geschehen, dass wir die anisotropen Organe in zwei Klassen theilen, die ich als orthotrope und plagiotrope bezeichnet habe. Orthotrop sind alle diejenigen Organe, welche unter gewöhnlichen Lebensverhältnissen auf horizontaler Erdoberfläche bei allseitig gleicher Beleuchtung vollkommen senkrecht aufwärts oder vollkommen senkrecht abwärts wachsen, also in erster Linie die Hauptstämme der meisten Bäume, zumal der Tannen und Kiefern und die aus dem Keimspross entspringenden Laubstämme sehr vieler einjähriger Pflanzen, wie der Sonnenrose, des Tabaks, des Leins u. s. w.; überhaupt alle Organe, welche sich in der Art positiv oder negativ geotropisch oder heliotropisch verhalten, wie es in der vorausgehenden Vorlesung angenommen wurde. Die vertical abwärts wachsenden Hauptwurzeln und die vertical aufstrebenden Sprossaxen sind also anisotrop, aber eben dadurch einander ähnlich, dass beide sich in die Verticale ihres Standortes stellen. Dadurch unterscheiden sie sich von allen plagiotropen Organen, den Nebenwurzeln, Seitensprossen und Blättern, welche unter dem Einfluss derselben äußeren Kräfte schiefe Richtungen zum Horizont oder geradezu horizontale Lage annehmen und zugleich das Streben haben, ihre ebenen Flächen dem stärksten Licht rechtwinklig darzubieten.

Unserem bisher immer bewährten Grundsatze getreu, dass wenn Organe gegen gleiche äußere Einwirkungen verschieden reagiren, dies nothwendig durch eine Verschiedenheit ihrer Organisation bedingt sein muss, fragen wir nun auch hier zunächst darnach, ob alle orthotropen Organe in ihrer Organisation sich von allen plagiotropen unterscheiden. Da zeigt sich nun, dass in sehr vielen Fällen die entsprechenden Organisationsverhältnisse ohne Weiteres der gestellten Frage entsprechen: alle orthotropen Organe nämlich sind radiär gebaut und andrerseits sind alle dorsiventralen Gebilde plagiotrop; doch muss hinzugefügt werden, dass es auch viele plagiotrope Organe giebt, die in ihren gröberen anatomischen Verhältnissen anscheinend radiäre Struktur haben, wie die schief wachsenden Nebenwurzeln und Seitensprosse, welche aus orthotropen Mutterorganen entspringen; allein wir dürfen in solchen Fällen annehmen, dass gewisse bisher noch nicht bekannte Strukturverhältnisse, die nicht einmal mikroskopisch sichtbar zu sein brauchen, den Plagiotropismus bestimmen und zugleich scheinen hier sehr häufig die Correlationen des Wachsthums mit einzugreifen: wie schon früher gezeigt wurde, hängt z. B. der horizontale oder schiefe Wuchs der Äste eines Tannenstamms von dem Vorhandensein des orthotropen Gipfels am Hauptstamm ab und es ist hier nachzutragen, dass ein gleiches Verhältniss der Abhängigkeit auch zwischen Haupt- und Nebenwurzeln vieler Pflanzen besteht: schneidet man z. B. die Spitze der Keimwurzel

einer Feldbohne oder Eichel weg, so wächst eine der unmittelbar über dem Schnitt stehenden Seitenwurzeln nicht schief, sondern vertical abwärts, sie ist orthotrop und ersetzt von jetzt an die orthotrope Hauptwurzel und ganz Ähnliches bemerkt man an den langen Luftwurzeln der tropischen Aroideen.

Überhaupt besteht zwischen der Anisotropie und den Wachsthumscorrelationen die innigste Beziehung: die aus einem streng orthotropen radiären Organ hervorwachsenden seitlichen Gebilde, Nebenwurzeln, Seitensprosse, Blätter sind regelmäßig plagiotrop und in vielen Fällen, wie zumal bei den Blättern, auch deutlich dorsiventral gebildet; umgekehrt entspringen aus plagiotropen Sprossaxen sehr gewöhnlich orthotrope Blattstiele mit radiärem Bau und ebenso orthotrope radiäre Seitensprosse. Bei den plagiotropen

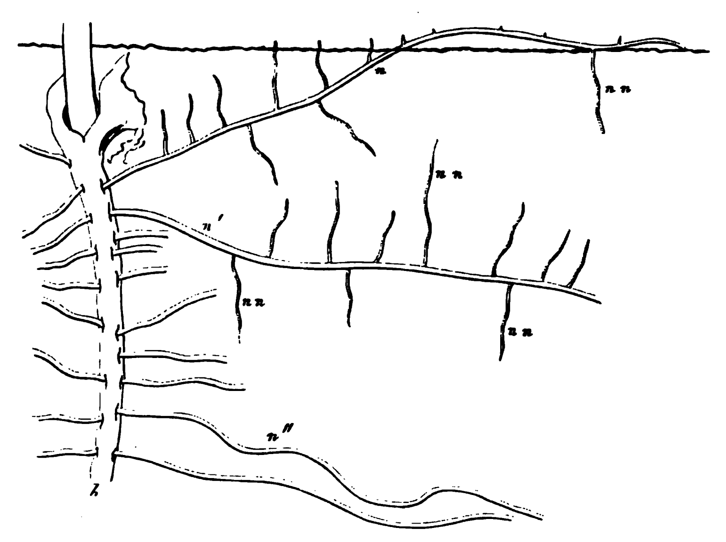


Fig. 397. Phaseolus multiflorus in feuchter Erde hinter Glaswand: *h* Hauptwurzel, *n* Nebenwurzeln der ersten, *nn* solche der zweiten Ordnung. Die rauhe Horizontallinie bedeutet die Erdoberfläche.

Nebenwurzeln macht sich dieses Verhalten darin geltend, dass sie Nebenwurzeln zweiter und dritter Ordnung erzeugen, welche, wie es scheint, für gewöhnlich überhaupt gar nicht geotropisch sind (vgl. Fig. 397).

Wo möglich noch deutlicher tritt die Beziehung zwischen Anisotropie und Wachsthumscorrelationen zu Tage, wenn man Pflanzen an der Axe eines Klinostaten wachsen lässt und dabei zugleich die heliotropische Einwirkung vermeidet. Auch in diesem Fall, wo Schwere und Licht auf die Wachsthumsrichtung der Organe keinen Einfluss nehmen können, wachsen sie dennoch so, dass sie gewisse Winkel mit einander bilden, doch sind die hier einschlägigen Fragen noch zu wenig untersucht.

Ich gehe nunmehr dazu über, die von mir bis jetzt genauer erkannten Beziehungen zwischen der radiären oder dorsiventralen Struktur einerseits und dem orthotropen oder plagiotropen Wuchs andrerseits darzulegen.

Wenn man eine orthotrope Sprossaxe oder Hauptwurzel horizontal legt, so erfolgt bei jener die Aufwärts-, bei dieser die Abwärtskrümmung in der früher beschriebenen Weise, ganz gleichgültig, welche Seite des Organs unten oder oben liegt; eben darin macht sich die radiäre Struktur solcher Organe auch bezüglich ihrer Reizbarkeit geltend, dass sie nach allen Seiten hin in gleicher Weise reagiren; und geradeso verhalten sich radiär orthotrope Organe auch dem Licht gegenüber: seitwärts beleuchtet krümmen sie sich so lange, bis das frei bewegliche Ende in der Richtung des Lichtstrahles selbst liegt oder was dasselbe bedeutet, von allen Seiten her gleichmäßig beleuchtet ist; dann wächst dieser Theil geradeaus und in der Richtung des Lichtstrahles, der Lichtquelle entgegen oder von ihr hinweg, wobei ich jedoch gewisse Fälle von sogenanntem negativen Heliotropismus einstweilen ausschließe.

Ganz anders verhalten sich die dorsiventralen plagiotropen Organe: legt man ein halbwüchsiges Blatt z. B. vom Kürbis mit der normalen Oberseite abwärts und horizontal, so krümmt sich die gesammte Blattspreite concav aufwärts; beleuchtet man ein solches Blatt von der Unterseite her, so wird sie ebenfalls concav; man erkennt auf diese Weise, dass die Blattnervatur dieselbe Art von Geotropismus und Heliotropismus besitzt, wie die gewöhnlichen orthotropen Sprossaxen; allein ein großer Unterschied macht sich darin geltend, dass dies nur dann hervortritt, wenn die Unterseite der Blattfläche nach oben oder der Lichtquelle zugekehrt ist. Legt man ein solches, im Wachsthum begriffenes Blatt mit seiner Oberfläche aufwärts horizontal oder lässt man das Licht rechtwinklig auf seine Oberfläche fallen, dann erfolgt kein Concavwerden der letzteren; die Blattspreite breitet sich vielmehr zu einer Ebene aus. Man sieht also, dass eine wachsende Blattspreite verschieden reagirt, je nachdem die Schwerkraft oder der Lichtstrahl sie von unten oder von oben her afficiren und eben darin macht sich die dorsiventrale Struktur der Blattfläche auch bezüglich der Reizwirkungen geltend.

Ähnlich wie ein Blatt verhält sich nun auch der dorsiventrale flache Spross einer Marchantia (pag. 83; 639) u. a. ähnliche Flachsprosse, überhaupt alle mir bekannten Organe mit streng dorsiventraler Struktur.

Denkt man sich nun ein dorsiventral gebildetes, flach ausgebreitetes Organ, etwa eine gewöhnliche Blattspreite oder einen flachen Lebermoosspross, parallel zu der Richtung seiner Längsaxe zusammengerollt, so dass an der Rolle entweder die Bauchseite oder die Rückenseite des Organs überall nach außen gekehrt ist, so erscheint nunmehr das zusammengerollte Organ als ein radiär gebildeter Körper und gewiss die schönste Bestätigung meiner bisher mitgetheilten Betrachtungen liegt darin, dass das dorsiventrale Organ in diesem zusammengerollten und nur zufällig radiär gewordenen Zustande nunmehr auch der Schwere und dem Licht gegenüber wie ein orthotropes Organ reagirt. Wie die Sache gemeint ist, mag unsere

Fig. 398 zeigen. In *C* ist der Querschnitt einer Blattfläche in ihrem ausgebreiteten Zustand dargestellt und die Pfeile bedeuten die Richtung, in welcher die Struktur von der Unterseite nach der Oberseite hin sich ändert. Denkt man sich nun diesen entweder in der Form *A* oder in der *B* zusammengerollt, so ist leicht ersichtlich und mit Hülfe der Pfeile verdeutlicht, dass die frühere Unterseite nunmehr als eine äußere Schale rings um das zusammengerollte Organ herumläuft und dass die dorsiventrale in eine radiäre Struktur übergegangen ist, die nunmehr gegenüber der Schwere und dem Licht dem zusammengerollten Organ den Charakter eines orthotropen giebt.

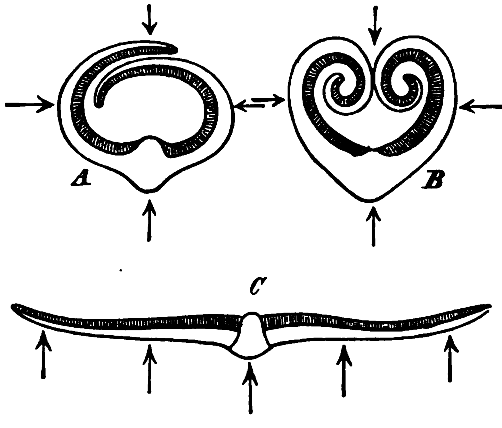


Fig. 398. (Vergl. den Text.)

Es ist weder bei wachsenden Blättern, noch flachen Lebermoossprossen und ähnlichen Gebilden praktisch leicht ausführbar, das bereits flach ausgebreitete Organ in der angedeuteten Art künstlich zusammenzurollen und dann ungestört weiter wachsen zu lassen, allein auch die entgegengesetzte Veränderung beweist, was ich zu beweisen wünsche: die später flach ausgebreiteten Blätter sehr vieler Pflanzen, z. B. die aller Gräser, der meisten Liliaceen und anderer Monocotylen, aber auch die vieler Dicotylen z. B. die der Seerosen (Nuphar, Nymphaea), von Pinguicula und viele andere sind im Knospenzustand so wie in unserer Fig. 398 *A* und *B* ursprünglich zusammengerollt, entweder jedes einzelne Blatt für sich (*B*) oder so dass die jungen Blätter einander umfassen (*A*); bei späterem Wachsthum schlagen sich die zusammengerollten Ränder aus einander, die Blätter breiten sich flach aus wie *C*. Solange sich nun die jungen Blätter im zusammengerollten Knospenzustand wie *A* und *B* befinden, sind sie orthotrop, weil sie ein radiäres Convolut darstellen; sobald sie sich später flach ausgebreitet haben, werden sie plagiotrop, schief oder horizontal gegenüber der Schwere, rechtwinklig ausgebreitet gegenüber dem Lichtstrahl.

Dass es sich hierbei nicht etwa um eine besondere Eigenthümlichkeit

einer bestimmten Pflanzenklasse handelt, zeigt ohne Umstände unsere Fig. 399, welche den fruchtbaren Randlappen einer großen flachen Laubflechte Peltigera canina darstellt.

Der Vegetationskörper, auf flachem Waldboden wachsend, ist scharf dorsiventral organisirt: auf der Oberseite grün und glatt, auf der Unterseite farblos und mit Wurzeln besetzt (vgl. Fig. 249 pag. 473) und in Folge dieser dorsiventralen Struktur der horizontalen Fläche dicht angedrückt. Von den am Rande befindlichen Lappen erheben sich die *r r* Fig. 399, welche die Sporenfrüchte oder Apothecien *a* tragen, vertical aufrecht, weil der betreffende Theil des sonst flach ausgebreiteten Vegetationskörpers sich, wie die Figur zeigt, bei *r r* zusammengerollt hat. In diesem Fall ist es die Oberseite, welche bei der Zusammenrollung nach außen zu liegen kommt: bei der isländischen Flechte (Cetraria Islandica), welche aus verzweigten, bandartigen Sprossen besteht, findet die Einrollung dagegen so statt, dass die organische Unterseite oder Bauchseite nach außen zu liegen kommt und auch in diesem Fall wird aus dem flachen, dorsiventralen ein radiäres Gebilde, welches deshalb sich orthotrop verhält. Auch noch eine andere, durch ihr zierliches Aussehen allbekannte Flechte, die Cladonia pyxitata, kann zur Bestätigung des bisher Gesagten dienen: sie hat zweierlei Sprossformen: die ausschließlich vegetativen Sprosse sind flache, dünne, dorsiventrale, daher einer horizontalen Unterlage dicht anliegende Körper; aus ihnen entspringt jedoch die zweite Sprossform, Gebilde von der Gestalt eines hohen Champagnerglases von kreisförmigem Querschnitt; diese sind streng orthotrop.

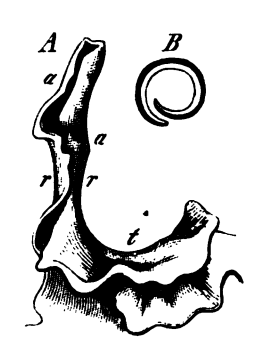


Fig. 399. *A* eine Sporenfrucht *a* (Apothecium) der Flechte Peltigera canina, auf dem gerollten Träger *r r*, der aus dem flachen Vegetationskörper *t* entspringt. — *B* Querschnitt von *r r*.

Es wird schon aus dem bisher Gesagten hervorgegangen sein, dass es sich bei einem klaren Verständniss der Beziehungen zwischen radiärer oder dorsiventraler Struktur einerseits und orthotropem oder plagiotropem Wuchse andrerseits um Vorstellungen handelt, die manches Ungewöhnliche und Schwierige darbieten und ich gestehe, dass ich erst nach langjährigem Nachdenken zu der richtigen Auffassung gelangt bin, obwohl ich hinzusetzen muss, dass auch jetzt noch manche Punkte einer weiteren Untersuchung harren; dies betrifft ganz besonders die Thatsache, dass der orthotrope oder plagiotrope Wuchs in manchen Fällen ausschließlich durch die Schwerkraft, in anderen durch das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus und in wieder anderen sogar noch unter Mitwirkung des sogenannten Hydrotropismus zu Stande kommt.

Ich will für jeden dieser Fälle ein oder zwei Beispiele anführen.

Dass unter der ausschließlichen Einwirkung des Geotropismus die aus

Hauptwurzeln entspringenden Nebenwurzeln ihre schiefe Richtung annehmen, constatirte ich bereits 1874 und es war dies der erste Fall von Geotropismus dieser Art, der überhaupt bekannt wurde. Man denke sich, dass unsere Fig. 400 das obere Stück der Hauptwurzel einer Keimpflanze von Vicia Faba darstellt, welche in einem mit lockerer Erde gefüllten Kasten hinter einer Glaswand gewachsen ist und zahlreiche Nebenwurzeln gebildet hat, die unter schiefen Winkeln gegen den Horizont seitwärts und abwärts geradeaus gewachsen sind. Man konnte damals zweifeln, ob letzteres in Folge einer geotropischen Einwirkung geschieht: die Frage war also, ob die Nebenwurzeln überhaupt geotropisch sind; durch den in unserer Fig. 384 pag. 834 dargestellten Apparat überzeugte ich mich zunächst, dass die Nebenwurzeln durch ziemlich starke Centrifugalkraft sehr deutlich afficirt werden, sich vom Rotationscentrum hinweg krümmen, was keinen Zweifel über ihre geotropische Empfindlichkeit bestehen lässt. — Als ich nun den

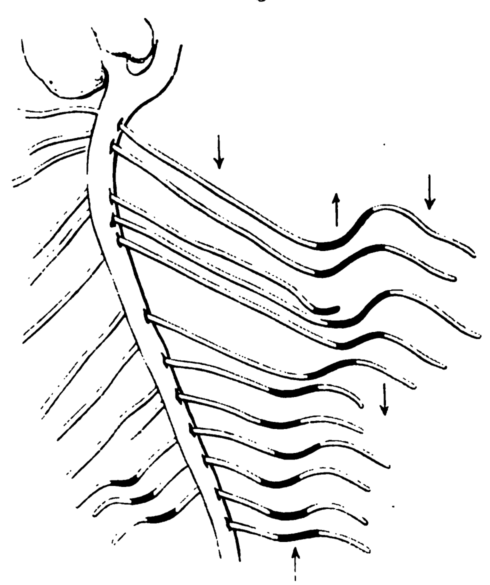


Fig. 400. Vicia Faba in Erde hinter Glaswand gewachsen, anfangs in normaler, dann in umgekehrter, zuletzt wieder in normaler Stellung; die Pfeile zeigen, in welcher Richtung die Schwere die Nebenwurzeln in den verschiedenen Lagen traf.

Kasten, in welchem unsere zuletzt betrachtete Keimpflanze wuchs, so umkehrte, dass die Spitze der Keimwurzel nach oben gekehrt war, krümmte sich dieselbe an ihrer Spitze vertical abwärts; auch die Nebenwurzeln änderten jetzt ihre Wachsthumsrichtung, ihre Spitzen krümmten sich ebenfalls abwärts, aber nicht senkrecht, sondern nur schief und zwar so, dass sie ungefähr unter demselben Winkel gegen den Horizont fortwuchsen, wie vor der Umdrehung des Kastens; die in der Figur ganz schwarz gehaltenen Partien der Nebenwurzeln zeigen die während der umgekehrten Lage zugewachsenen Theile; dann wurde der Kasten wieder aufrecht gestellt und die Nebenwurzeln krümmten sich abermal schief abwärts, um wieder unter demselben Winkel gegen den Horizont wie vor der ersten Umdrehung des Kastens geradeaus zu wachsen. Es ist bis jetzt nicht aufgeklärt, durch welche Organisationsverhältnisse diese geotropischen Organe dazu veranlasst werden, schief zur Richtung des Erdradius zu wachsen. Später fand Elfving sogar, dass die horizontal in der Erde wachsenden Ausläufer, also Sprossaxen von Heleocharis, Sparganium und Scirpus maritimus, diese hori-

zontale Wachsthumsrichtung einer geotropischen Einwirkung verdanken: werden sie schief oder vertical aufgerichtet, so krümmen sie sich unter dem Einfluss des Geotropismus so lange, bis die Knospe horizontal liegt, die dann in dieser Richtung weiter wächst.

Wenn oberirdische Sprosse von dorsiventraler Struktur gleichzeitig heliotropisch und geotropisch sind, so können zwei Fälle eintreten: entweder fällt die heliotropische Einwirkung mit der geotropischen zusammen oder beide suchen dem Organ verschiedene Richtungen zu geben, so dass thatsächlich eine mittlere Richtung resultirt. Um im Folgenden richtig verstanden zu werden, möchte ich vorläufig bemerken, dass bei den im Freien wachsenden Pflanzen die heliotropische Einwirkung so zu denken ist, als ob von einem im Zenith des Himmels vorhandenen leuchtenden Punkte ein senkrechter Lichtstrahl die Pflanze träfe; denn so wie wir uns alle Wirkungen der Erdschwere so denken müssen, als ob die Gravitation nur vom Schwerpunkt der Erde geradelinig bis zu der Pflanze hinginge, so können wir uns auch die Wirkungen des vom gesammten Himmelsgewölbe zurückgestrahlten Lichtes als von einem einzigen resultirenden Strahl bewirkt denken. Von dieser Hülfsvorstellung werden wir nun im Folgenden Gebrauch machen.

Das bekannte Lebermoos Marchantia polymorpha bildet breite, auf der Oberseite grüne, auf der Unterseite farblose und mit zahlreichen Wurzelschläuchen besetzte Sprosse, die sich auch in ihrem inneren Bau als streng dorsiventrale Gebilde zu erkennen geben. Im Freien, bei allseitig ungehinderter Beleuchtung liegen diese Sprosse mit ihrer Unterfläche dicht auf der Erde, in welche die langen Wurzeln tief eindringen. Später erzeugen sie ganz anders geformte Sprosse, lange bis zu 10 Ctm. hohe Stiele, welche oben eine gelappte Scheibe mit männlichen Organe oder ein schirmförmiges Gebilde mit weiblichen Organen tragen. Die Stiele dieser Sprosse sind orthotrop, im Freien wachsend vollkommen senkrecht aufgerichtet; Querschnitte zeigen jedoch, dass dieselben nicht eigentlich radiär organisirt sind, vielmehr durch die Zusammenrollung der beiden Seitenränder eines schmalen, flachen Sprosses etwa so, wie in unserer Fig. 398 *B* radiär geworden sind. Diesem Umstand verdanken sie ihren orthotropen Wuchs. Ich will mich in der weiteren Betrachtung dieser höchst merkwürdigen Pflanze auf die beiden genannten Organe beschränken, obgleich noch mancherlei Anderes zu sagen wäre. Kultivirt man nun die Marchantia, die man aus ihren Sporen, noch besser aber aus ihren Brutknospen sehr leicht erziehen kann, auf der Oberfläche der Erde eines Blumentopfes im Zimmer nicht allzuweit von einem Fenster entfernt, so krümmen sich die orthotropen Stiele geradeso wie gewöhnliche Keimstengel schon in früher Jugend nach dem Fenster hin, um dann etwa unter einer Neigung von 45° geradeaus fortzuwachsen. — Die flachen vegetativen Sprosse dagegen verhalten sich ganz anders: diejenigen, welche mit ihren vorderen Ausbuchtungen

dem Fenster ohnehin zugekehrt sind, bleiben der Erdoberfläche dicht angepresst; diejenigen dagegen, deren Ausbuchtungen, (in denen die Vegetationspunkte liegen) vom Fenster hinweg nach der Zimmerseite hin gerichtet sind, erheben sich von dem Substrat, bis sie unter einem Winkel von ungefähr 45° schief aufgerichtet sind, so dass auch in diesem Falle die Anisotropie zwischen den flachen Sprossen und den orthotropen Stielen ungefähr unter einem rechten Winkel stattfindet.

Dieses Verhalten war mir lange Zeit völlig unerklärlich, bis ich mir die Frage vorlegte, wie sich die Sache wohl verhalten möge, wenn man die Marchantia veranlasst, bei schief vom Fenster her einfallendem Licht an verticalen Flächen des Substrates zu wachsen. Zu diesem Zweck benutzte ich Torfziegel, welche sorgfältig zugeschnitten die Form gewöhnlicher Bauziegel hatten, mit Nährstofflösung getränkt waren und mit undurchsichtigen Kästen bedeckt wurden, die nur auf der dem freien Himmel zugekehrten Seite mit einer Glasscheibe versehen waren. Nicht nur auf die horizontale Oberfläche des Torfziegels, sondern auch auf die verticale dem Licht zugekehrte Vorderseite und auf die beiden Flanken wurden einige Brutknospen gelegt, die von dem feuchten Substrat leicht festgehalten werden und auf diesem sofort zu wachsen beginnen; nach 2—3 Monaten hat man kräftige, sogar fruktificirende Pflanzen und das Resultat unseres Vegetationsversuches kann durch unsere schematische Fig. 401 versinnlicht werden: sie stellt einen der Torfziegel von der linken Flanke aus gesehen dar; dieselbe erscheint hier als quadratischer Umriss, der Körper des Torfziegels ist einigermaßen perspektivisch dargestellt, so dass die vordere dem Lichtstrahl L zugekehrte Fläche in perspektiver Verkürzung dem Beschauer zugekehrt gedacht ist.

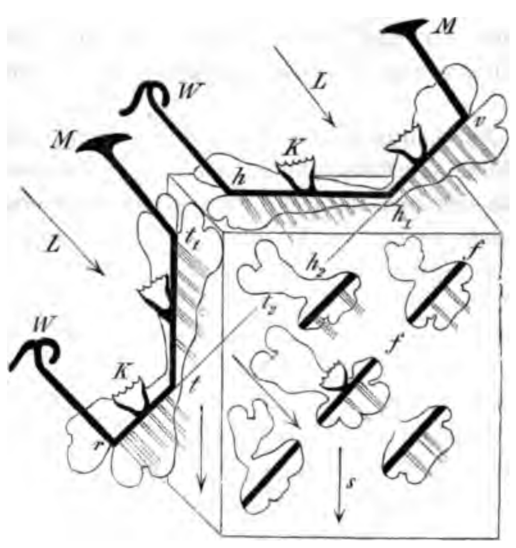


Fig. 401. (Vergl. den Text.) — K die orthotropen Körbchen, in denen die Brutknospen entstehen.

Das Gesetzmäßige der Erscheinungen tritt nun deutlich hervor: die orthotropen Stiele M u. W der Träger der Befruchtungsorgane haben sich ziemlich genau in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen L gestellt — ein Beweis, dass ihr positiver Heliotropismus weit kräftiger wirken muss als ihre Empfindlichkeit für die Schwere. — Dagegen sehen wir die flachen

egetativen Sprosse rechts oben und links unten an der Figur nahezu echtwinklig gegen die einfallenden Strahlen gestellt und auch die flachen prosse bei h links oben und t_1 würden genau dieselbe Richtung haben, d. h. ie Richtung h_1, h_2 und ebenso t_1, t_2, wenn sie daran nicht durch den Widertand des festen Torfes verhindert würden. — Wo möglich noch deutlicher reten diese Beziehungen bei denjenigen flachen Sprossen hervor, welche uf der dem Beschauer zugekehrten quadratischen Flanke des Torfziegels vachsen, nur muss man beachten, dass die mit den dicken, schwarzen Strichen versehenen Sprosse von der Papierebene ungefähr in einem echten Winkel abstehen. — Man beachte auch die durch dünne parallele Striche angedeuteten Wurzelschläuche auf der Unterseite der Flachsprosse, ie sind ebenfalls orthotrop, wie die Träger *M* u. *W*, aber von der Lichtquelle weggewendet.

Die orthotropen Organe unserer Pflanzen bedürfen nach dem früher iber den Geotropismus und Heliotropismus Gesagten keiner weiteren Erklärung; was dagegen die plagiotropen, flachen, dorsiventral gebauten Sprosse betrifft, so würde eine Erklärung ihres Verhaltens sehr viel Raum beanspruchen. Indem ich deshalb auf meine ausführliche Darstellung vom ahre 1879 verweise, will ich nur bemerken, dass die plagiotrope Stellung lieser Sprosse aus dem Zusammenwirken ihrer heliotropischen und geotropischen Eigenschaften hervorgeht und am Raschesten wird sich der Leser vielleicht orientiren, wenn er sich denkt, dass einer der Wurzelschläuche auf der Unterseite der Flachsprosse die Hauptwurzel einer gewöhnlichen Keimpflanze repräsentirt; man denke sich nun ferner im Zusammenhang mit diesem einen Wurzelschlauch ein sehr schmales Gewebestückchen aus dem zugehörigen Theil des Flachsprosses, etwa so als ob man es mit einem Korkbohrer herausgeschnitten hätte, verbunden. Dieses Gewebestück würde nun seinerseits dem Spross einer phanerogamen Keimpflanze entsprechen, der sich in die Richtung des einfallenden Lichtstrahls *L* gestellt hätte. Es ist aber jetzt leicht zu begreifen, dass der ganze flache Spross einer Marchantia mit seinen Wurzelschläuchen so gedacht werden kann, als ob er aus vielen Tausenden winzig kleiner Keimpflänzchen, welche seitwärts unter einander verbunden sind, bestände oder mit anderen Worten, der ganze plagiotrope Flachspross besteht im Grunde aus lauter orthotropen Elementen, die aber flächenförmig zusammengeordnet sind; doch muss ich es mir leider versagen, diesen sehr fruchtbaren Gedanken in seinen weiteren Consequenzen zu verfolgen.

Als ein zweites Beispiel von plagiotropem Wuchs unter gleichzeitigem Einfluss verschiedener Richtkräfte will ich unseren Epheu (Hedera Helix) hervorheben. Wächst eine Keimpflanze oder ein bewurzelter Ableger des Epheus in der Nähe einer Mauer oder senkrechten Felswand, so legt sich der Laubspross dicht an die Oberfläche derselben an, so dass die Blätter rechts und links stehen; die freie Vorderfläche der Sprossaxe trägt keine

Blätter, die der Mauer anliegende Fläche derselben erzeugt Haftwurzeln, welche den Spross an der Mauer befestigen; an dieser bis zur Knospe hinauf dicht angeschmiegt wächst nun der Spross senkrecht empor. Die nunmehr entstehenden Seitensprosse aber wachsen unter einem schiefen, nach oben spitzen Winkel, verhalten sich sonst aber wie der Mutterspross. So bildet sich ein fächerförmig ausstrahlendes System von Klettersprossen, welche eher oder später den oberen Rand der Mauer erreichen. Sobald dies geschieht, krümmen sich die Sprossaxen an der Kante der Mauer horizontal und wachsen nun der horizontalen Oberfläche derselben dicht angeschmiegt weiter, bis sie endlich an die andere Kante dieser Mauerfläche kommen; hier biegen sie aber nicht etwa scharf abwärts, um an der hinteren Mauerfläche angeschmiegt wieder hinunterzuwachsen, vielmehr wachsen sie von der hinteren Kante der Mauer geradeaus fort in den freien Raum hinein, oft ganz horizontal bis 50 Cm. weit, um dann unter ihrem eigenen Gewicht schief hinabzusinken. — Wenn nun die eine verticale Seite der Mauer mit solchen angeschmiegten Sprossen dicht bedeckt ist, dann tritt eine andere Erscheinung auf, es entstehen sehr zahlreiche Sprosse, welche freischwebend von der Mauer hinweg in die freie Luft hineinwachsen, wenigstens anfangs horizontal, bis sie unter ihrem eigenen Gewicht schief herabhängen. — Gewöhnlich an dem höchsten Punkt, den die plagiotropen Klettersprosse des Epheus erreicht haben, entstehen die orthotropen fruchtbaren Sprosse, die sich von jenen durch ihren radiären Bau, ihren selbstständig aufrechten Wuchs und durch anders geformte Blätter unterscheiden: diese letzteren stehen bei den plagiotropen Sprossen zweireihig an der rechten und linken Flanke, bei den orthotropen Fruchtsprossen sind sie spiralig mit der Divergenz $^2/_5$ angeordnet.

Auch hier brauchen wir uns mit den orthotropen Sprossen einstweilen nicht weiter zu befassen, da sie sich wie gewöhnliche Keimstengel dem Licht und der Schwere gegenüber verhalten. Nur die plagiotropen an der Mauer hinauf kletternden oder horizontal frei schwebenden Sprosse erfordern eine weitere Betrachtung. Schneidet man solche Sprosse ab, setzt man sie mit ihrem unteren Ende in die Erde eines Blumentopfes, wo sie sich bald bewurzeln, und bindet man sie bis in die Nähe des Gipfels an einen verticalen, in die Erde gesteckten Stab, so kann man mit diesen Objekten bequem experimentiren. Stellt man nun eine solche Pflanze an das Fenster, so dass die Luftwurzeln nach dem Zimmer gerichtet, die Blattoberflächen dem Licht zugekehrt sind, so krümmt sich nach einigen Tagen der Sprossgipfel vom Fenster hinweg und wächst dann horizontal weiter, während die langen, dünnen Blattstiele sich nach dem Fenster hin krümmen, weil sie orthotrop sind (vgl. Fig. 402 *A*). Die plagiotropen Sprossaxen des Epheus sind also jedenfalls in irgend einer Art negativ heliotropisch; nur fällt auf, dass sie sich nur solange von der Lichtquelle hinweg krümmen, bis sie horizontal stehen: wären sie in derselben Weise negativ helio-

tropisch, wie die meisten Luftwurzeln oder die Keimwurzel des weißen Senfs, dann würden sie sich nicht bloß horizontal, sondern schief abwärts krümmen müssen. Dass dies nicht geschieht, wird jedenfalls wenigstens zum Theil durch den Geotropismus dieser Sprossaxen bewirkt: in dem Grade wie dieselben mehr und mehr horizontal werden, kommen sie in eine immer günstigere Lage für die geotropische Einwirkung, unter deren Einfluss sie sich aufzurichten suchen. Wir dürfen daher annehmen, dass die horizontale Richtung der plagiotropen Sprosse aus dem Zusammenwirken des Lichtes und der Schwerkraft hervorgeht; wie dies jedoch geschieht, besonders in welchem Grade beiderlei Einwirkungen sich an dem Zustandekommen der Wachsthumsrichtung betheiligen, kann auch in diesem Falle nicht ausführlich mitgetheilt werden.

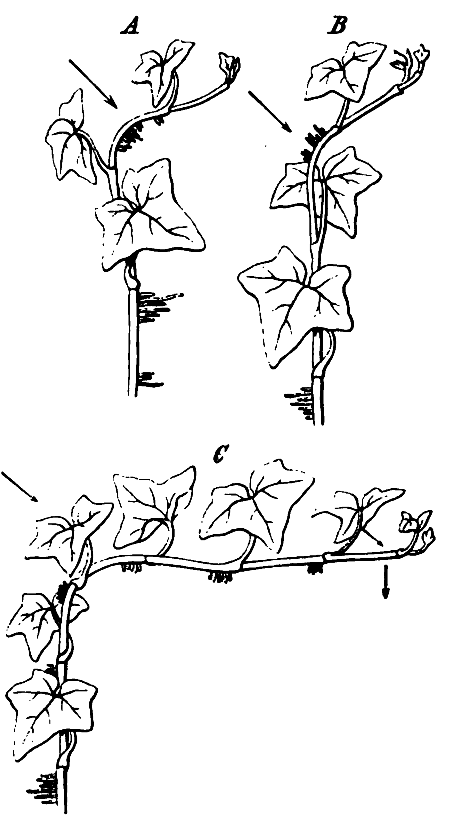


Fig. 402. Plagiotrope Krümmungen der Epheusprosse. (Vergl. den Text.)

Man begreift leicht, dass die Fähigkeit der Klettersprosse des Epheus, sich dicht an eine senkrechte Wand oder an eine horizontale Fläche anzuschmiegen, von dem soeben beschriebenen Verhalten d. h. dem negativen Heliotropismus derselben bewirkt wird, während das Streben der Hauptsprosse, senkrecht aufwärts, das ihrer Seitensprosse, schief aufwärts zu klettern, ihrem verschiedenen Geotropismus zuzuschreiben ist, insofern dieser sich nämlich vorwiegend an den Flanken, welche die Blätter tragen, geltend macht.

Es wurde schon in einer früheren Vorlesung gezeigt, dass bei Marchantia und ähnlichen Gebilden die dorsiventrale Struktur selbst durch die Richtung des einfallenden Lichtes hervorgerufen wird; ist dies aber geschehen, so kann die bisherige Bauch- und Schattenseite durch nachträgliche Beleuchtung derselben nicht mehr in eine organische Oberseite verwandelt werden: die dorsiventrale Struktur lässt sich in diesen Fällen nicht umkehren. Ganz anders verhält sich in dieser Beziehung der Epheu, d. h. die Sprossaxe der plagiotropen Sprosse; stellt man einen bewurzelten

derartigen Spross bis unter den Gipfel an einen verticalen Stab gebunden so an ein Fenster, dass die bisherige Wurzelseite oder was dasselbe ist, die bisherige Schattenseite der Sprossaxe dem Licht zugekehrt ist, wie in Fig. 402 *B*, so bemerkt man zunächst, dass die Rückwärtskrümmung des Sprossgipfels viel langsamer als bei der umgekehrten Stellung erfolgt, offenbar, weil sich die empfindliche Organisation, welche durch die früheren Verhältnisse geschaffen war, nur langsam verändert; allein sie ändert sich wirklich, denn der wachsende Sprossgipfel wird nicht nur horizontal wie in Fig. 402 C, sondern es entstehen nunmehr auch die Wurzeln auf der früheren Lichtseite, die nunmehr zur Schattenseite umgewandelt wird.

Noch ist eine interessante Eigenthümlichkeit des Keimsprosses jüngerer Keimpflanzen des Epheus hier zu erwähnen; sind dieselben an einem Fenster wachsend aus der Erde aufgetaucht, so krümmt sich das erste Sprossglied (das hypocotyle) concav nach dem Fenster hin; es ist also positiv heliotropisch. Bei weiterem Wachsthum jedoch krümmen sich die neuen Axenglieder vom Fenster hinweg und dasselbe geschieht nun auch mit dem ersten: der anfangs positive Heliotropismus desselben wird also später negativ.

Ähnlich verhält sich, aber in mancher Beziehung doch wieder abweichend, auch die spanische Kresse (Tropaeolum maius). Schon 1865 erwähnte ich diesen bis dahin noch nicht bekannten Fall an dieser Pflanze. Der Keimstengel (hier das epicotyle Glied) ist anfangs entschieden positiv heliotropisch; bleiben die Pflanzen im Sommer aber unverrückt an einem hellen Fenster stehen, so krümmt sich später der Keimstengel sammt den sich entwickelnden neuen Internodien convex nach außen, der Sprossgipfel wendet sich also von dem Licht hinweg, während die Blattstiele so wie bei dem Epheu und in allen ähnlichen Fällen entschieden positiv heliotropisch sind und die Blattscheiben sich rechtwinklig zum einfallenden Strahl stellen. Die vom Licht abgewendeten Sprossgipfel werden jedoch niemals ganz horizontal, wahrscheinlich wohl, weil ihr Geotropismus dem entgegenarbeitet. Im Freien dagegen bei größerer Lichtintensität besiegt der negative Heliotropismus den Geotropismus; die Sprossaxen legen sich fest auf die horizontale Erde; in Folge dieser Lichtwirkung gelingt es unserer Pflanze auch, sich fest an die senkrechte Oberfläche einer Mauer anzulegen und wenn diese mit einem Spalier versehen ist, um sich festhalten zu können, an ihr hinaufzuklettern. Entwickelt sich dagegen die Pflanze bei schwacher Beleuchtung im Schatten, so wachsen die Sprosse aufrecht, ja sie werden sogar positiv heliotropisch und ferner ist zu erwähnen, dass auch die bei starker einseitiger Beleuchtung nach der Schattenseite hin gekrümmten Sprosse keine dauernde Dorsiventralität besitzen; kehrt man die Pflanze so um, dass ihre bisherige Schattenseite nunmehr kräftig beleuchtet wird, so behält zwar der schon ausgewachsene Stammtheil seine Krümmung, die jüngeren, noch wachsenden Internodien jedoch krümmen

sich rückwärts, der Sprossgipfel wendet sich vom Fenster hinweg. Man muss derartige Versuche mit Tropaeolum jedoch bei hellem Sommerwetter machen, im Herbst bei schwacher Beleuchtung sind die Sprossaxen immer positiv heliotropisch.

Ähnlich wie die spanische Kresse verhält sich in allen wesentlicheren Punkten auch die Kürbispflanze: dass der Stamm derselben anfangs orthotrop sich später horizontal auf die Erde legt, ist eine Wirkung starken Lichtes; im Zimmerschatten kultivirte Pflanzen bleiben lange Zeit aufrecht oder krümmen sich nur wenig schief vom Fenster hinweg. Aus diesem Grunde können Kürbispflanzen an einer mit Spalier versehenen senkrechten Mauerfläche aufwärts klettern, die Sprossgipfel werden gewissermaßen vom Licht an die Mauer gedrückt und können sich dann mit ihren Ranken am Spalier befestigen. Im freien Land bei starkem Licht liegen die langen Sprossaxen des Kürbis horizontal auf der Erde; wächst die Pflanze jedoch unter Gebüsch, dann richtet sich der Gipfel auf und mit Hülfe der Ranken klettert er zwischen den Ästen des Gebüsches bis zum vollen Licht hinauf. Bei den horizontal auf der Erde liegenden Kürbissprossen ist der die Endknospe tragende Gipfeltheil bei gewöhnlichem Tageslicht so aufgerichtet, dass er ungefähr die Form eines Pferdehalses, an welchem die abwärts nickende Knospe den Kopf darstellt, annimmt. Man kann nun leicht beobachten, dass an sehr hellen Tagen sich dieser Pferdehals mehr flach auf die Erde hinlegt, während er sich bei trübem Wetter stärker aufrichtet. Leitet man den Sprossgipfel durch ein Loch in den finstern Raum eines Kastens, wie in Fig. 238 pag. 428, so richtet er sich nunmehr fortwachsend vollkommen senkrecht auf.

Es wäre sehr leicht, noch zahlreiche andere Pflanzen anzuführen, die sich ähnlich wie die spanische Kresse und der Kürbis verschiedenen Lichtintensitäten gegenüber verhalten. Ich nenne außer unserem Weinstock nur noch die zu den Labiaten gehörige Glechoma hederacea. Im Anschluss an die soeben erwähnten, durch das Licht hervorgerufenen Erscheinungen an hochorganisirten Phanerogamen muss ich übrigens noch einmal auf die Marchantia zurückkommen, um nachzutragen, dass die beschriebene plagiotrope Stellung der flachen Sprosse auch bei dieser Pflanze nur unter hinreichend starkem Licht stattfindet; wird dasselbe seitlich einfallend schwächer, so richten sich die Marchantiensprosse senkrecht auf, ohne jedoch ihre typische breite Form zu verlieren; bei sehr geringen Lichtintensitäten endlich bleiben die Sprosse schmal, sie werden beinahe stielförmig und verlieren ihren Plagiotropismus, indem sie positiv heliotropisch sich nach der Lichtquelle hin beugen.

In allen bisher betrachteten Fällen handelte es sich immer nur darum, dass die Organe unter der Einwirkung der Schwere und des Lichts Krümmungen machen in einer Ebene, welche gleichzeitig die Richtung der Schwerkraft und des Lichts in sich aufnimmt. Sehr häufig kommen aber

auch Drehungen, Torsionen der Sprossaxen zu Stande, welche den Zweck haben, Knospentheile, welche ursprünglich in einer aufrechten Ebene angeordnet waren, so zu drehen oder zu tortiren, dass sie schließlich in einer horizontalen oder schiefen Ebene liegen. Dies findet ganz gewöhnlich statt bei Holzpflanzen mit aufrechtem Stamm, aus welchem horizontale oder schiefe Äste entspringen. Die Knospen dieser Äste erzeugen ihre sehr häufig zweireihig angeordneten Blätter in einer verticalen oder doch ungefähr aufrechten Ebene, wie unsere Fig. 403 zeigt. Wenn nun bei der Entfaltung derartiger Knospen alle Theile ihre gegenseitige Lage behielten, so würden die Blätter der Sprosse zweiter Ordnung an der entwickelten Axe oben und unten stehen; der ganz gewöhnliche Fall aber, wie wir ihn bei den Linden, den Ulmen, Celtideen und sehr vielen anderen Bäumen und Sträuchern vorfinden, ist der, dass die aus solchen Knospen entspringenden Seitensprosse ihre beiden Blattreihen in einer nahezu horizontalen Ebene ausbreiten, was mit Rücksicht auf die in unserer Fig. 403 dargestellten Jugendzustände nur dadurch möglich wird, dass eine Drehung der jungen Sprossaxe während der Streckung eintritt. Nicht selten geschieht es sogar, dass Sprossaxen mit gekreuzten (decussirten) Blattpaaren an ihren Internodien abwechselnd rechts und links gewendete Torsionen erfahren, durch welche die Blätter am entwickelten Spross statt in 4 nur in 2 Reihen angeordnet erscheinen und in einer horizontalen oder schiefen Ebene sich ausbreiten.



Fig. 403. Seitenknospe eines horizontalen Zweiges von *Cercis canadensis* (im December) im verticalen Querschnitt; 1, 2 . . . 7 die consecutiven Blätter mit ihren ebenso bezeichneten Nebenblattpaaren. Die äußeren Knospenschuppen sind weggelassen, die inneren mit 3, 3 bezeichnet. In der Mitte der Vegetationskegel der Knospe, *b* Stellung des Stützblattes der Knospe, *a* Lage der Axe des Muttersprosses, *v* Richtung der Schwerkraft.

So dürftig des beschränkten Raumes wegen meine Behandlung der Anisotropie der Pflanzenorgane auch ausfallen musste, wird doch das Wenige schon zeigen, wie außerordentlich mannigfaltig die Erscheinungen sind, welche durch die Einwirkung der Schwere und des Lichts hervorgerufen werden, wobei ich nochmals betonen möchte, dass ich zur Erläuterung allgemeiner Begriffe eben nur einige Beispiele herausgegriffen habe; die Erscheinungen sind ganz allgemein im Pflanzenreich verbreitet; man vgl. z. B. das früher über den Einfluss des Lichts auf die Schwärmsporen Gesagte mit den Erscheinungen bei Tropaeolum und Cucurbita, um trotz der enormen Verschiedenheit der Organisation doch eine große Ähnlichkeit der Reizbarkeit für Licht zu finden: wir sahen, wie die meisten Schwärmsporen nur bei intensivem Licht nach der Schattenseite hinschwimmen, bei schwachem

Licht sich aber nach der Lichtquelle selbst hinwenden und hier finden wir, dass z. B. die Tropaeolumsprosse sich von starkem Licht wegwenden, während sie bei schwachem ihren Gipfel der Lichtquelle zukehren.

Nur weil das vorhandene Erfahrungsmaterial nicht hinreicht, ihm eine besondere Vorlesung zu widmen, knüpfe ich hier zum Schluss noch einige Worte über den sogenannten **Hydrotropismus** an. Nachdem schon ältere Pflanzenphysiologen, zumal Dutrochet, vermuthet hatten, die Wurzeln könnten durch die Feuchtigkeit ihrer Umgebung zu Krümmungen veranlasst werden, durch unrichtige Versuchsanstellung aber zu keinem Resultat gelangten, fand ich 1872 jene Vermuthung in der That gerechtfertigt. Unsere Fig. 404 wird die Sache leicht begreiflich machen. *aa* stellt den

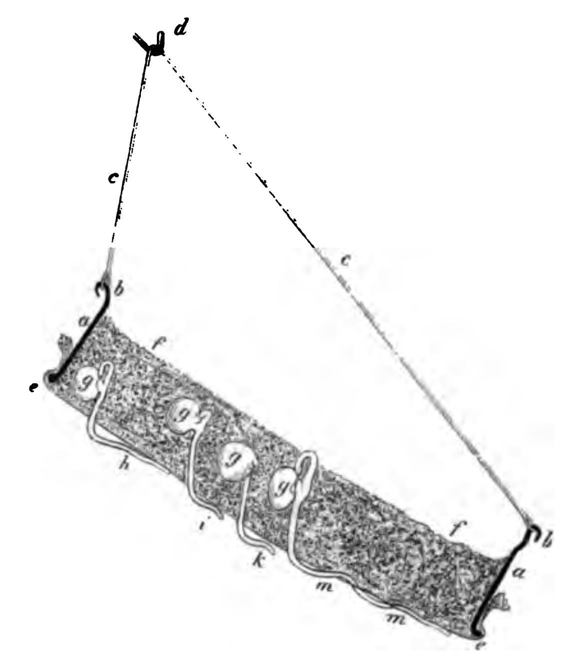


Fig. 404. Apparat zur Beobachtung des Hydrotropismus der Keimwurzeln.

verticalen Durchschnitt eines aus Zinkblech hergestellten sehr niedrigen Cylinders oder Ringes dar, der mittels dreier Fäden *cc* an *d* schief aufgehängt ist. Der Zinkrahmen *aa* wurde vorher mit großmaschigem Tüll überzogen und dann mit feuchten Sägespähnen gefüllt, so dass *ff* die Oberfläche der letzteren darstellt. In diese Sägespähne wurden mit Wasser vollgesogene Erbsen *gg* oder beliebige andere Samenkörner gelegt. Vermöge ihres starken Geotropismus wachsen nun die Keimwurzeln senkrecht abwärts und treten endlich aus den Maschen des Tülls an der schiefen Unterfläche des Apparates in die Luft hervor. Ist diese nun mit Wasserdampf völlig oder beinahe gesättigt, so wachsen die Wurzeln senkrecht in die Luft hinab; ist dies je-

doch nicht der Fall, ist die Luft zwar einigermaßen feucht, aber nicht gesättigt, so krümmen sich die aus den Maschen hervortretenden Wurzelspitzen seitwärts, bis sie die Unterseite der Sägespähne wieder berühren, wie in *h* und *i*. Nicht selten wachsen sie an dieser schiefen Fläche angeschmiegt schief abwärts; zuweilen dringt die Wurzelspitze wieder durch die Maschen in die feuchten Sägespähne ein, um aber sofort wieder geotropisch abwärts zu biegen und dasselbe Spiel zu wiederholen; so kann sich eine Wurzel *mm* wie ein Faden mittels der Nadel in die Maschen des Tülls auf- und absteigend förmlich einnähen.

Es ist, wie mir zahlreiche weitere Versuche zeigten, sicherlich nur die Differenz in der Feuchtigkeit der umgebenden Luft, welche diese Erscheinungen bewirkt: von den feuchten Sägespähnen aus entwickelt sich immerfort Wasserdampf, in ihrer nächsten Nähe ist die Luft damit gesättigt; in einiger Entfernung davon ist die Luft jedoch relativ trockener und die Wurzelspitzen krümmen sich also wie unser Experiment zeigt, auf der feuchteren Seite concav.

Bei dem beschriebenen Experiment muss der Hydrotropismus der Wurzel ihren Geotropismus überwinden; lässt man dagegen die Samenkörner auf den Oberflächen eines feuchten Torfwürfels *T*, Fig. 405 keimen, der an der Axe *A* eines Klinostaten befestigt ist und mit dieser langsam rotirt, so wird, wie wir schon wissen, der Geotropismus unwirksam gemacht: in diesem Falle nun wachsen die Wurzeln zwar auch der feuchten Oberfläche angeschmiegt dahin, wenn es aber zufällig geschieht, dass ihre Spitze in den Torf selbst eindringt, so wächst dieselbe dann wie in *l*, *o*, *q* weiter, immer tiefer in den Torf hinein und je nach Umständen wie bei *l*, *n* auch wohl wieder aus diesem heraus.

Dabei wirkt aber auf die Wurzeln noch eine andere Ursache mit ein: ich habe nämlich gefunden, dass wachsende Wurzelspitzen, wenn sie auf der einen Seite einem festen Körper angedrückt sind, sich ähnlich nur viel träger wie Ranken verhalten und sich an der berührten Seite concav krümmen.

Es mag hier auch der rechte Ort sein, zu erwähnen, dass die Befähigung der Wurzeln, in den Boden einzudringen und in diesem ihren Weg fortzusetzen, nicht ausschließlich von ihrem Geotropismus abhängt, sondern dass dabei auch der soeben beschriebene Berührungsreiz und der Hydrotropismus mit thätig sind, worauf ich hier jedoch ausführlicher nicht eingehen kann.

Der Versuch am Klinostaten Fig. 405 ergiebt aber noch ein anderes Resultat: abgesehen von störenden Einflüssen, wie bei *g h i k*, richten sich die Keimsprosse so, dass sie auf allen Flächen des rotirenden Würfels senkrecht stehen, wie *a c d f*, wofür ich keine andere Ursache auffinden kann als die, dass sie ebenfalls, aber in entgegengesetztem Sinne wie die Wurzeln, hydrotropisch sind, d. h. wie diese von einer feuchten Oberfläche gewisser-

maßen angezogen, so werden die dünnen Keimstengel von ihr abgestoßen, was freilich nur als bildlicher Ausdruck zu nehmen ist. Viel deutlicher wird aber das Resultat, wenn man statt des Torfwürfels einen Brotwürfel an die Klinostatenaxe befestigt und auf alle Flächen desselben einige wenige Sporen von Phycomyces, des uns längst bekannten Pilzes (pag. 8 Fig. 3), aussäet. Das wurzelähnliche Mycelium dringt in das Brot ein und verzweigt sich dort tausendfältig, da es durch die Schwere nicht veranlasst wird, ab-

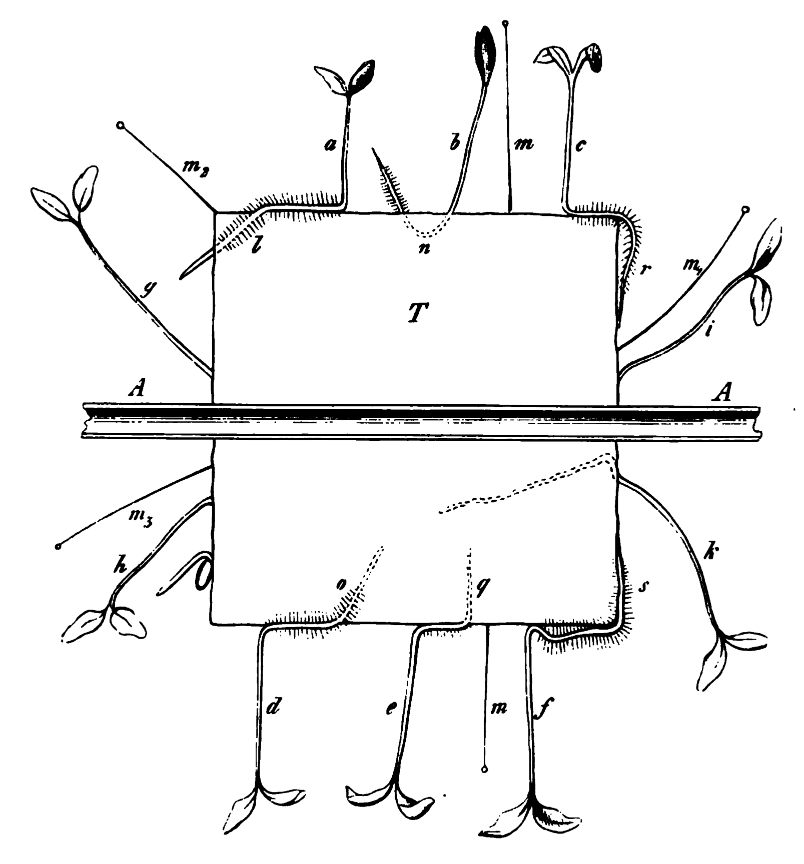


Fig. 405. Torfwürfel *T* an der horizontalen Axe *A* des Klinostaten. (Vergl. den Text.)

wärts zu wachsen wie in unserer Fig. 394; die Fruchtträger dagegen, vgl. Fig. 3 pag. 8, wachsen aus dem Brot heraus und zwar so, dass sie sämmtlich senkrecht auf den verschiedenen Flächen des Würfels stehen, wie in unserer Fig. 405 *m m*. Kommt zufällig einer aus einer Würfelkante hervor, wie bei m_2, so macht er mit den beiden benachbarten Flächen gleiche Winkel.

Später hat nun Wortmann durch besondere Versuche mit Phycomyces meine frühere Vermuthung, dass die Fruchtträger von feuchten Oberflächen abgestoßen werden, durchaus bestätigt und ich zweifle nicht, dass wir

dieses Resultat auch auf die dünnen Keimstengel unserer Fig. 405 übertragen können.

Indem ich hiermit die Betrachtung der durch Reizbarkeit hervorgerufenen Bewegungen im Pflanzenreich schließe, erinnere ich nochmals an das, was ich bereits in der ersten, einleitenden Vorlesung dieses Buches hervorgehoben habe und was im Grunde allen Betrachtungen über die Lebenserscheinungen der Pflanzen von mir zu Grunde gelegt wurde, dass die Reizbarkeit im Pflanzenreich ganz allgemein verbreitet ist und dass überhaupt Pflanzenleben ohne Reizbarkeit gerade ebenso undenkbar ist wie thierisches Leben ohne dieselbe: die Reizbarkeit ist das durchschlagend unterscheidende Merkmal der lebendigen Organismen: der todte Organismus ist nur deshalb todt, weil er seine Reizbarkeit verloren hat.

Anmerkung zur XL. Vorlesung.

Den ersten Versuch, die hier dargestellten Lebenserscheinungen der Pflanzen zu schreiben und zu ordnen, machte HUGO v. MOHL 1836 in seiner Abhandlung: »Über e Symmetrie der Pflanzen«, welche in seinen vermischten Schriften botanischen Inlts, Tübingen 1845, pag. 12 aufgenommen ist. Seitdem hat sich fast Niemand mehr n diese Dinge gekümmert, bis ich 1870 in meinem Lehrbuch, II. Auflage und in den äteren Auflagen in den Paragraphen über Wachsthumsrichtungen die Sache wieder r Sprache brachte. Große Verwirrung hatte unterdessen HOFMEISTER auf diesem Geete angerichtet, indem er mit vollständiger Vernachlässigung aller auf der inneren mmetrie und sonstigen Wachsthumscorrelationen beruhenden Thatsachen die Wachsumsrichtungen der Pflanzenorgane dem Einfluss des Lichtes und der Schwere ganz eciell in solchen Fällen zuschrieb, wo diese mit der Sache nichts zu thun haben; das hlimmste aber war, dass HOFMEISTER bei der Betrachtung der Richtungsverhältnisse r Seitenknospen der Holzpflanzen einen kaum begreiflichen Beobachtungsfehler achte, indem er die rechts und links stehenden Knospen als oben und unten an der utteraxe entspringend beschrieb und daraus Folgerungen zog.

Die in unserer Vorlesung gegebene Darstellung beruht vorwiegend auf meiner 1879 schienenen Abhandlung: »Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile« (Arb. d. t. Inst. Wzbg. Bd. II, 1882, pag. 226), wo ich zuerst die causalen Verhältnisse zwihen orthotropem Wuchs und radiärem Bau, zwischen plagiotropem Wuchs und dorsintraler Struktur klar gelegt habe.

Ausführlichere Angaben, zumal über die Wachsthumsrichtungen der Seitensprosse r Coniferen und der Begonien findet man in der III. und IV. Aufl. meines Lehrbuchs den Paragraphen über Wachsthumsrichtungen.

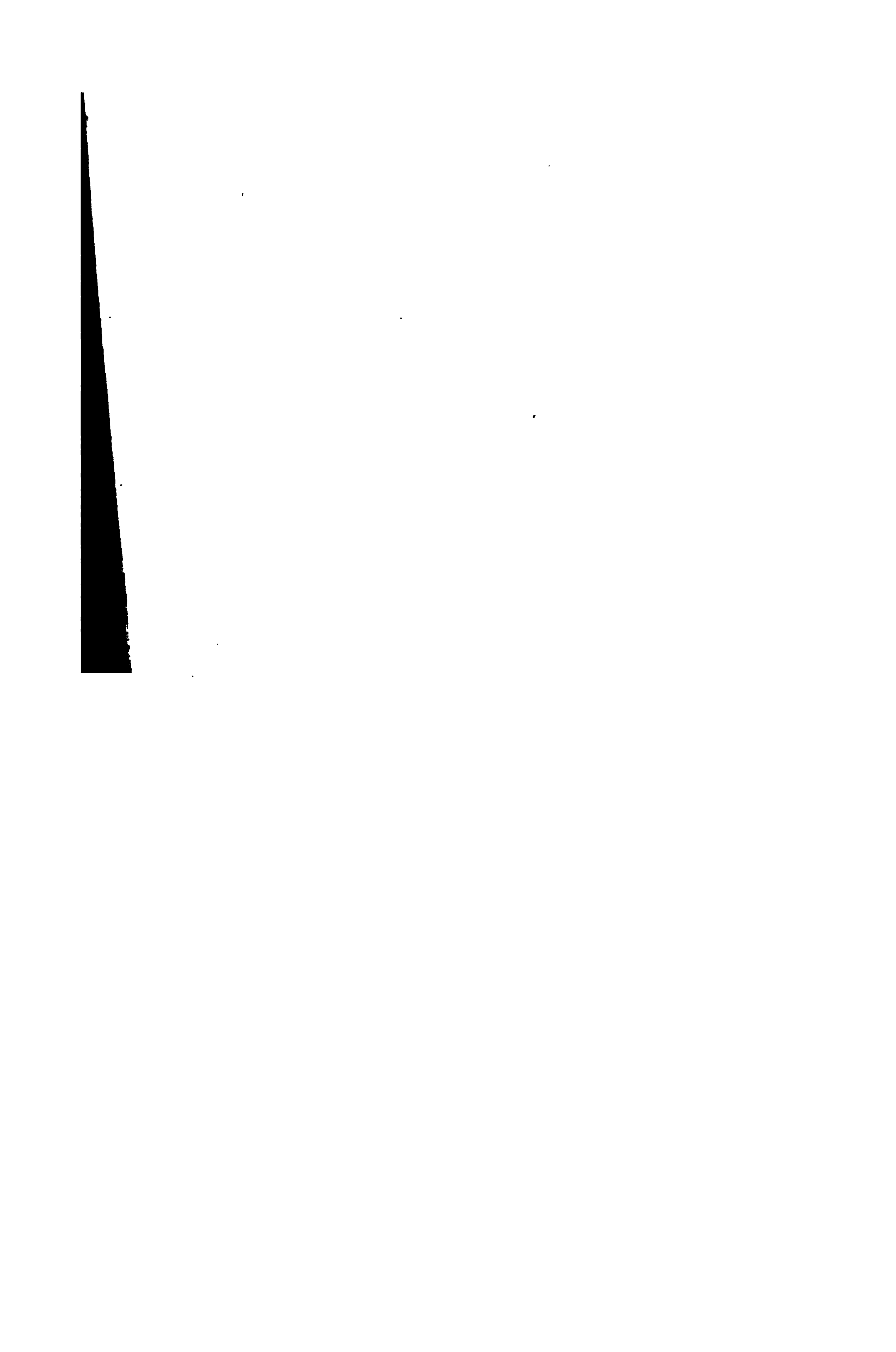
Über den Hydrotropismus handelt meine Abhandlung, 1872: »Ablenkung der Wurl von ihrer normalen Wachsthumsrichtung durch feuchte Körper« (Arb. d. bot. Inst. zbg. Bd. I, 1874) und in meiner Abhandlung: »Über Ausschließung der geotropischen d heliotropischen Krümmungen während des Wachsens« (Arb. d. bot. Inst. Wzbg. l. II, pag. 209 wies ich auch zuerst darauf hin, dass orthotrope Sprosse und Fruchtiger sich senkrecht auf die Fläche eines am Klinostaten rotirenden Würfels stellen und ss dies wahrscheinlich Folge von negativem Hydrotropismus sei, was dann durch ORTMANN's Abhandlung. »Ein Beitrag zur Biologie der Mucorineen«, bot. Zeitg. 1881, g. 368 bestätigt wurde.

Der mit unserer Literatur oberflächlich bekannte Leser dürfte sich einigermaßen rüber wundern, dass ich in der ganzen vorausgehenden Reihe von Vorlesungen RWIN's Buch: »The power of movement in plants«, London 1880 nicht weiter erwähnt be. Ich befinde mich diesem Buch gegenüber in der peinlichsten Lage und kann nur lauern, dass der Name CHARLES DARWIN auf demselben glänzt: die Versuche, die

er mit seinem Sohne zusammen beschreibt, sind ohne Sachkenntniss angestellt, schlecht interpretirt und das wenige Gute, was sich etwa bezüglich der allgemeinen Anschauungen in dem Buche findet, ist nicht neu. — Das Hauptresultat, zu welchem DARWIN in seinem genannten Buche gelangt, dass allen Reizbewegungen im Pflanzenreich die »Circumnutation« zu Grunde liege, charakterisirt mehr als alles Andere den Standpunkt, den die beiden Verfasser einnehmen. Es wäre überflüssig, darüber ein Wort zu verlieren. — Wie es mit der Gehirnfunktion des Vegetationspunktes der Wurzeln aussieht, hat DETLEFSEN in den Arb. d. bot. Inst. Wzbg. Bd. II, 1882, pag. 627 zur Genüge dargethan.

SECHSTE REIHE.

DIE FORTPFLANZUNG.



XLI. Vorlesung.

Die Organe der Fortpflanzung.

Allgemeines, Algen, Pilze, Archegoniaten.

Es mag der letzten dieser Vorlesungen vorbehalten bleiben, allgemeine Betrachtungen über das Wesen und die physiologische Bedeutung der Fortpflanzungsvorgänge anzustellen; sie würden dem mit der Organographie der Fortpflanzungsvorgänge noch nicht vertrauten Leser jedenfalls theilweise oder ganz unverständlich bleiben. Daher soll die heutige Vorlesung ausschließlich der Beschreibung der Fortpflanzungsorgane selbst gewidmet sein. Es wird für unseren Zweck jedoch genügen, aus dem überreichen Material, welches unermüdliche Forscher gerade auf diesem Gebiet angehäuft haben, eine Reihe wohl bekannter und besonders prägnannter Fälle auszuwählen, aus deren Beschreibung deutlich genug einleuchten wird, dass es bei aller Mannigfaltigkeit der Fortpflanzungsorgane doch immer nur auf einen wesentlichen Punkt ankommt, während die organographischen Verschiedenheiten im Grunde nur Nebendinge, Äußerlichkeiten betreffen.

Alle Fortpflanzungsvorgänge haben den Zweck, neue selbstständig lebende Organismen zu erzeugen und jederzeit geschieht dies dadurch, dass ein Theil von der Substanz eines schon vorhandenen Organismus das Material liefert, aus welchem das neue Gebilde hervorgehen soll.

Die Fortpflanzung in diesem allgemeinsten Sinne des Wortes kann nun ganz besonders im Pflanzenreich in höchst verschiedenen Formen auftreten; zunächst als bloße Regeneration bei zufällig abgetrennten Stücken einer Pflanze. Es ist ja eine Jedermann bekannte Thatsache, dass man auf dem Gebiet der Pflanzenkultur aus abgeschnittenen Stücken von Sprossen, Blättern, häufig auch von Wurzeln, unter günstigen Vegetationsbedingungen neue Pflanzen erziehen kann, und wie dies stattfindet, wurde schon in einer früheren Vorlesung einigermaßen klar gelegt. Die Botaniker wissen auch längst, dass selbst bei sehr kleinen, sogar mikroskopischen Algen und Pilzen zufällig abgetrennte Stücke im Stande sind, die ihnen

fehlenden Organe durch Wachsthum zu erwerben und sich zu neuen Individuen auszubilden; ja es sind Fälle bekannt, dass kleine Protoplasmaklumpen aus Algenzellen künstlich herausgedrückt, sich mit einer Zellhaut umgeben und dann weiter wachsen, wie ich selbst an STAHLS Präparaten von Vaucheria zu sehen Gelegenheit hatte.

An derartige Vorgänge schließt sich die überaus häufige Erscheinung an, dass in Folge der normalen Lebensweise vieler Pflanzen die einzelnen Sprosse, die früher aus gemeinsamen Vegetationspunkten hervorgegangen waren, sich später von einander abtrennen und selbstständig weitervegetiren. So geschieht es ganz gewöhnlich bei den mit Stolonen (Ausläufern) oder mit Rhizomen (kriechenden Wurzelstöcken) versehenen Arten; der Zusammenhang dieser Sprossformen mit ihren Muttersprossen wird eher oder später durch das Absterben und die schließliche Verwesung ihrer älteren Theile zerstört, so dass nunmehr jeder einzelne Spross zu einer neuen selbstständigen Pflanze heranwachsen kann: zahlreiche Moose, Farne, Equiseten, Gräser, Schilfarten, die Erdbeeren und tausend andere Pflanzen ließen sich hier nennen.

Sehr häufig aber nehmen die zur Abtrennung bestimmten Sprosse besondere charakteristische Formen an, so dass sie in gewissem Sinne auch als Fortpflanzungsorgane bezeichnet werden könnten: ich brauche in dieser Beziehung nur an das in den organographischen Vorlesungen über die Zwiebeln und Knollen Gesagte zu erinnern und hinzuzufügen, dass manche Pflanzen sich in unzähligen Generationen beständig nur durch Zwiebeln oder Knollen, wie z. B. die Kartoffel, fortpflanzen, so dass Fortpflanzungsorgane im engeren Sinn des Wortes geradezu überflüssig zu sein scheinen. — Bei den einfacher organisirten Kryptogamen, den Algen und Pilzen sind ähnliche Vorkommnisse ganz gewöhnlich. Auf besonderen Trägern werden abfallende Zellen, die Conidien, gewöhnlich in sehr großer Zahl erzeugt und zuweilen wie bei dem gemeinsten Schimmelpilz, dem Penicillium glaucum, findet die Fortpflanzung überhaupt nur auf diesem Wege statt, wenn nicht etwa unter ganz besonderen Umständen eigentliche Fortpflanzungsorgane entstehen.

Bei den Laubmoosen kann fast jede beliebige Zelle der Wurzeln, der Blätter, der Sprossaxen, ja sogar der jungen unreifen Sporenfrucht unter günstigen Umständen auswachsen, sich bewurzeln, neue Sprosse bilden und eine selbstständig lebende Pflanze erzeugen. Außerdem giebt es aber einige Arten, wie die in Fig. 406 und 407 dargestellte Tetraphis, welche neben eigentlichen Fortpflanzungsorganen noch eigenthümlich geformte Brutknospen in besonderen Behältern hervorbringen, welche wesentlich zur Vermehrung der Individuen beitragen; ähnlich verhalten sich die Lebermoose: bei vielen derselben können nicht nur die einzelnen Zellen der Blätter sich abtrennen, um zu keimen, sondern auch hier finden sich verschiedene Arten, die auch wieder in besonderen Behältern vielzellige,

complicirter organisirte, knollenähnliche Brutknospen erzeugen, wofür die auf pag. 83 abgebildete Marchantia als das nächstliegende und bekannteste Beispiel dienen mag.

An alle diese verschiedenen Fälle, die noch durch viele andere mehr oder weniger abweichende vermehrt werden könnten, denkt man nun

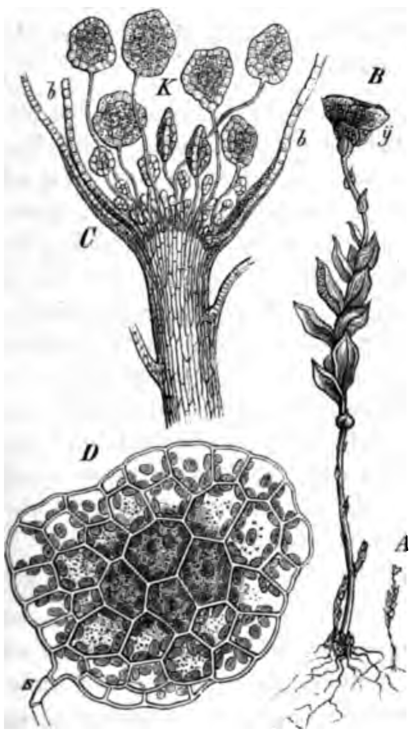


Fig. 406. Tetraphis pellucida, ein Laubmoos; *A* eine Brutknospen bildende Pflanze in natürlicher Größe; *B* dieselbe vergr.; *y* der Kelch, in welchem die Brutknospen sich sammeln. *C* Längsschnitt durch den Gipfel des vorigen, *b* die Kelchblätter, *K* die Brutknospen in den verschiedensten Entwicklungsgraden; durch den jüngeren Nachwuchs werden die älteren von ihren Stielen abgerissen und über den Kelchrand hinausgedrängt. — *D* eine reife Brutknospe 550mal vergr., am Rande aus einer, in der Mitte aus mehreren Zellschichten bestehend.

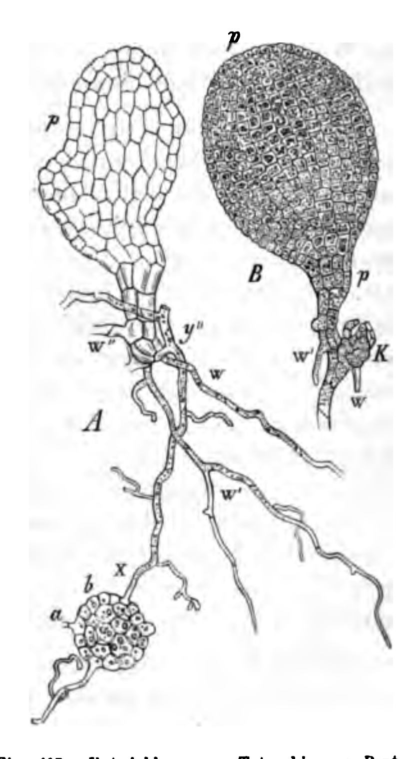


Fig. 407. Entwicklung von Tetraphis aus Brutknospen. *A* zeigt eine Brutknospe *b*, deren Stiel bei *a* abgerissen ist; durch Auswachsen einer Randzelle der Brutknospe hat sich der Protonemafaden *x y''* gebildet, aus welchem das Flächengebilde *p* als seitliche Sprossung hervorging; dieses hat die Wurzelhaare *w*, *w'*, *w''* getrieben (100); *B* ein Flächenvorkeim *p*, aus dessen Basis eine Blattknospe *K* und Wurzelhaare *w*, *w'* hervorsprossen; oft treibt die Basis des Flächenvorkeims zahlreiche neue Flächenvorkeime aus, bevor es zur Bildung einer Blattknospe kommt.

eigentlich nicht, wenn man von der Fortpflanzung im engeren Sinn redet; man könnte sie unter dem Namen der bloß vegetativen Vermehrung zusammenfassen, im Gegensatz zu den Fortpflanzungsorganen im strengeren Sinne des Wortes. Alle jene vegetativen Vermehrungsorgane sind im Grunde nur Theile des Vegetationskörpers selbst, oder doch nicht gerade wesentlich von solchen verschieden; ihre Organisation bietet im Verhältniss zum übrigen vegetativen Körper nichts wesentlich Neues oder Abweichendes dar und speciell mag hier vorgreifend hervorgehoben werden,

dass durch bloß vegetative Vermehrung die Eigenschaften der Mutterpflanze gewöhnlich viel strenger auf die Nachkommen vererbt werden, als wenn es sich um die Fortpflanzung im engeren Sinne des Wortes handelt — ein Punkt, auf den ich noch zurückkomme.

Die eigentlichen Fortpflanzungsorgane sind dagegen schon in ihrer Organisation, in ihrer Entstehung und ganz besonders auch durch die Art und Weise, wie sie in den gesammten Entwicklungslauf einer Pflanze eingreifen, von den Vegetationsorganen verschieden.

Die eigentlichen Fortpflanzungsorgane unterscheiden sich von den bloß vegetativen Vermehrungsorganen auch dadurch, dass sie ganz ausschließlich nur dem Zweck der Fortpflanzung dienen; sie betheiligen sich (von seltenen Ausnahmen, wie Spirogyra und andern Conjugaten, abgesehen) weder vorher noch nachher an dem Ernährungsgeschäft oder an der bloßen Erhaltung des vorhandenen Individuums überhaupt; ihre einzige Aufgabe ist die Fortpflanzung. Aber freilich, wie überall im Bereich des organischen Lebens ist auch hier eine ganz strenge Scheidung nicht durchzuführen. Auch hier müssen sich unsere Begriffe zunächst an der Betrachtung der am schärfsten charakterisirten Formen, d. h. an den typischen Gestalten, ausbilden; an diese schließen sich ähnlich, wie wir es früher bei den Vegetationsorganen vorfanden, zwei Kategorien mehr oder minder abweichender Organformen an: die rudimentären, die wir als unvollkommene, aber ursprüngliche Formen betrachten dürfen und andrerseits die zurückgebildeten, die gewissermaßen von der typischen Höhe der Organisation erst nachträglich zurückgewichen sind.

Bei den Vegetationsorganen, den Sprossen und Wurzeln, mussten wir vor Allem auf die merkwürdige Thatsache Rücksicht nehmen, dass Organe von gleicher genetischer Bedeutung verschiedene Formen annehmen, um verschiedenen Funktionen zu dienen. Genau das Gegentheil finden wir bei den eigentlichen Fortpflanzungsorganen: ihre Funktion, die Erzeugung neuer Individuen, bleibt immer dieselbe, denn dies ist wie erwähnt ihre einzige Aufgabe und dennoch nehmen sie, wenn wir von den einfachsten Pflanzen ausgehend das gesammte Pflanzenreich überblicken, die mannigfaltigsten Formen an; so zwar, dass die Fortpflanzungsorgane der Blüthenpflanzen dem nicht tiefer Eingeweihten den Eindruck machen, als ob sie nicht die entfernteste Ähnlichkeit mit denen der Kryptogamen darböten. Und dennoch wird meine kurze Darstellung zeigen, dass von den Fortpflanzungsorganen der einfachsten Algen bis zu denen der höchstentwickelten Blüthenpflanzen hinauf alle nur denkbaren Abstufungen vorhanden sind, die keinen Zweifel darüber lassen, dass mit Ausnahme einiger wenigen Algen und Pilze alle Fortpflanzungsorgane im Gewächsreich auf einen einzigen Typus zurückzuführen sind, dessen klarsten Ausdruck wir bei den Moosen und der Mehrzahl der Farne und Schachtelhalme vorfinden. Und

was vielleicht das überraschendste Ergebniss der letzten 40 Jahre genannt werden darf, ist die Thatsache, die später einleuchten wird, dass die Fortpflanzungsorgane der Blüthenpflanzen in gewissem Sinne zwar die höchst organisirten, in anderem Sinne aber wieder bloß reducirte, zurückgebildete Formen sind.

Gehen wir, um der Sache näher zu treten, von den klarsten Fällen, wie wir sie bei einer größeren Zahl hochentwickelter Algen, bei einigen Pilzen, bei allen Moosen und bei den meisten Gefäßkryptogamen vorfinden, aus, so werden im Verlauf der gesammten Entwicklungsgeschichte einer derartigen Pflanze jedesmal zweierlei Fortpflanzungsorgane erzeugt, nämlich geschlechtliche oder Sexualorgane und ungeschlechtliche (die Sporangien).

Die Sexualorgane sind männlich oder weiblich; die männlichen erzeugen die Zoospermien, die weiblichen die Eizellen; es wäre daher bei dem jetzigen Stand der Wissenschaft das Einfachste und Richtigste, alle männlichen Organe als Spermogonien, alle weiblichen als Oogonien zu bezeichnen, im Gegensatz zu den Sporangien, welche die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen, die Sporen, erzeugen. Allein es wird kaum möglich sein, schon jetzt diese einfache Nomenclatur festzuhalten, da eine Reihe verschiedener Namen für die gleichartigen Organe in verschiedenen Abtheilungen des Pflanzenreiches sich eingebürgert hat.

Wie schon gesagt treten im Entwicklungslauf einer Pflanze der genannten Abtheilungen sowohl sexuelle, wie ungeschlechtliche Fortpflanzungen auf und zwar in der Art, dass durch das Zusammenwirken der männlichen und weiblichen Sexualorgane, oder um es kurz zu sagen, durch die Befruchtung einer Eizelle ein Pflanzengebilde irgend welcher Art entsteht; dieses letztere erzeugt seinerseits eher oder später in Folge oft sehr langwieriger Wachsthums- und Gestaltungsprocesse ein Pflanzengebilde von ganz anderer Organisation, an welchem schließlich wieder Sporangien zum Vorschein kommen. Der ganze Gestaltungsprocess einer derartigen Pflanze ist, wie man es kurz nennt, ein **Generationswechsel,** der also nach dem Gesagten darin besteht, dass sich der ganze Entwicklungslauf einer Pflanzenart in zwei Hauptabschnitte gliedert; zweimal hebt die Entwicklungsgeschichte mit einem Fortpflanzungsprocess an: das eine Mal mit der Keimung aus ungeschlechtlichen Sporen, das andere Mal mit der Entwicklung eines Embryos aus der befruchteten Eizelle und was ganz wesentlich zu beachten ist, der aus der Keimung der Spore hervorgehende Lebensabschnitt der betreffenden Pflanze vollzieht sich in ganz anderen Organisationsverhältnissen als der andere. Gewöhnlich wird die größere Höhe der Organisation in demjenigen Lebensabschnitt erreicht, welcher aus der Befruchtung der Eizelle sich ableitet.

Das ist in Kürze der Sinn des Wortes Generationswechsel.

Betrachtet man nun die Fortpflanzung bei manchen anderen Algen

und Pilzen, so finden sich mehr oder weniger Anklänge an die geschilderten Verhältnisse des Generationswechsels; manche Formen aber lassen sich kaum auf dieses Schema zurückführen. Andrerseits begegnen wir bei einigen hochentwickelten Gefäßkryptogamen, denen sich die Coniferen und Verwandten unmittelbar anschließen, sehr verwickelten Gestaltungsvorgängen, die sich vielleicht am leichtesten bezeichnen lassen, wenn ich sage, dass bei ihnen die aus der Spore hervorgehende Generation in dieser selbst eingeschlossen bleibt, nicht mehr zu eigenem, selbstständigem Leben gelangt und bei den Blüthenpflanzen endlich schwindet diese Generation so weit, dass sie nur noch der sorgfältig vergleichenden Forschung in ihren letzten Überresten kenntlich bleibt.

Nach diesen vorläufigen Erklärungen, die nicht wohl zu umgehen waren, soll nun die Beschreibung einer Reihe von Beispielen folgen.

Unter den **Algen und Pilzen** giebt es eine größere Zahl von Formen, deren gesammter Entwicklungsgang und speciell deren Fortpflanzung von dem vorhin aufgestellten Typus bald in dem einen, bald in dem anderen Sinne abweicht; ich will nur zwei Beizpiele auswählen: unsere Fig. 408 zeigt in *m* einen Theil von dem Mycelium eines auf dem Mucorschlauch *M* schmarotzenden Pilzes Piptocephalis, der bei *h* seine Haustorien in jenen eingesenkt hat. Für gewöhnlich erzeugt dieses Mycelium Fruchtträger wie *c*, an deren Verzweigungen kleine Conidien in großer Zahl abgeschnürt werden und durch welche dieser Pilz, Piptocephalis, sich für gewöhnlich fortpflanzt. Unter besonders günstigen Conjunkturen jedoch bildet sich eine zweite Art von Fortpflanzungsorganen, die wir als geschlechtliche oder sexuelle bezeichnen dürfen, denn das Hauptmerkmal der Sexualität liegt darin, dass die Inhalte zweier Zellen mit einander verschmelzen müssen, um ein entwick-

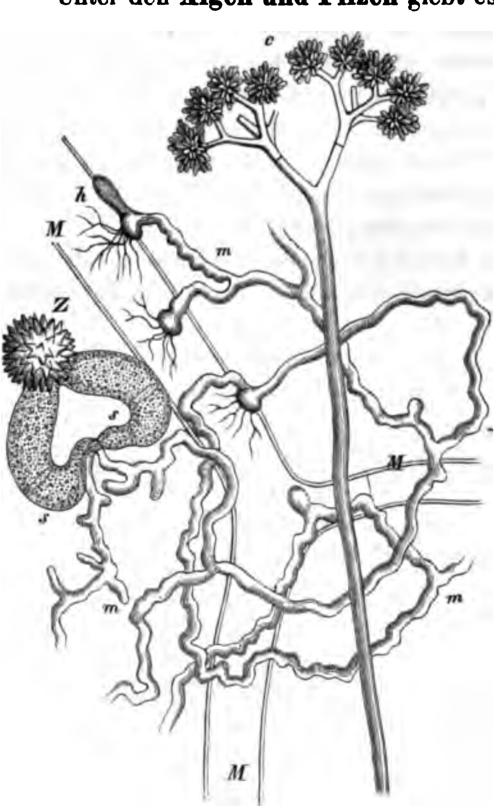


Fig 408. Piptocephalis Freseniana nach Brefeld. — *M* ein Stück des Myceliums von Mucor Mucedo, von welchem das Mycelium *mm* der Piptocephalis sich nährt; bei *h* die in den Mucorfaden eingedrungenen Haustorien. — *c* ein Conidienträger, *ss* die beiden conjugirenden Mycelzweige, welche die Zygospore *Z* bilden.

lungsfähiges Produkt zu erzeugen, während jede für sich resultatlos verkommen würde. Das gilt nun auch von der sogenannten Conjugation unseres Pilzes: zwei einander genäherte oder vielleicht einander berührende Myceliumzweige *ss* schwellen stark an, füllen sich reichlichst mit Protoplasma und nachdem in jedem eine Quertheilung stattgefunden hat, legen sie sich mit ihren Spitzen an einander, verschmelzen unter Auflösung des trennenden Wandstückes, worauf die verwachsene Stelle zu einer verhältnissmäßig sehr großen Kugel *Z* anschwillt, die sich von den Conjugationszweigen *ss* als besondere Zelle abgliedert, mit Protoplasma füllt und eine dicke, stachelige Hülle bildet. Diese sogenannte Zygospore oder nach einem neueren besseren Sprachgebrauch: Zygote bedarf wie die meisten sexuell erzeugten Fortpflanzungszellen der Algen und Pilze einer längeren Ruheperiode, bevor sie keimt und ungeschlechtliche Fruchtträger hervorbringt, deren Sporen wieder Mycelien erzeugen.

Bei Piptocephalis wie bei allen Mucorineen oder Zygomyceten ist also das Resultat der Befruchtung eine einzelne, entwicklungsfähige große Zelle (die Zygospore oder Zygote); auffallend anders verhält sich die Sache bei dem von Janczewsky genau studirten Ascobolus aus der Abtheilung der Ascomyceten, den unsere Fig. 409 in einer schematischen Zeichnung darstellt: *mm* sind auch hier einige Zweigfäden des reich verzweigten Myceliums. Das Ende eines Zweiges *c* schwillt unter Anfüllung mit Protoplasma kräftig an und erfährt mehrere Quertheilungen; ein nahe benachbarter Faden legt sich mit seinen dünnen Verzweigungen *l* dicht an die vorderen Zellen des Carpogons *c* an, man hat dieses Organ Pollinodium genannt. Ob eine direkte Verschmelzung seines protoplasmareichen Inhalts mit dem des Carpogons erfolgt oder ob eine gelöste Befruchtungssubstanz aus ihm hinübertritt, ist nicht bekannt; allein die Analogie mit allen sonst bekannten Befruchtungsvorgängen lässt kaum einen Zweifel, dass eines von beiden stattfindet und dass wir hier wirklich einen Befruchtungsvorgang sehen. Die Wirkung desselben ist hier aber eine ganz andere als vorher; es entsteht nicht eine ruhende, keimfähige Zelle, sondern angeregt durch die Befruchtung bildet sich ein im Verhältniss zu dem Mycelium sehr voluminöser und hochorganisirter Fruchtkörper, der seinerseits aus zwei wesentlich verschiedenen Theilen besteht: aus einer Zelle des Carpogons, also

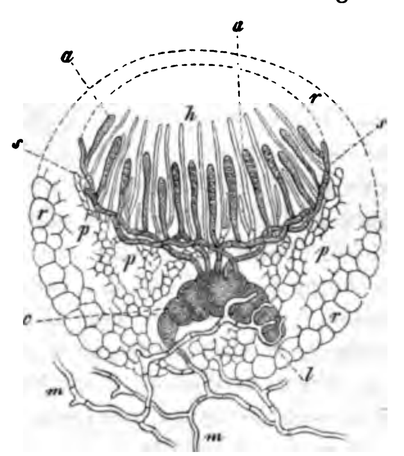


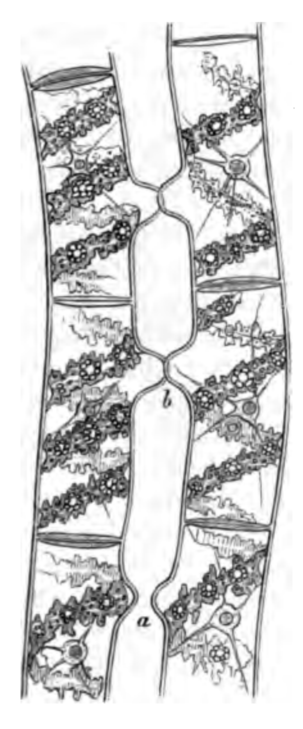
Fig. 409. Schematischer Durchschnitt des Fruchtkörpers von Ascobolus furfuraceus eines Ascomyceten (nach Janczewsky's Figuren entworfen); *m* Mycelium, *c* Carpogon, *l* Pollinodium, *s* ascogene Schläuche, *a* die Asci, *rp* das sterile Gewebe des Fruchtkörpers, aus welchem die Paraphysen *h* entspringen.

des weiblichen Organs, wächst eine größere Zahl von gegliederten Pilzfäden *ss* hervor, an denen schließlich als letzte Auszweigungen die sporenbildenden Schläuche *a* in sehr großer Zahl entstehen. Allein längst bevor diese Sporenbildung stattfindet, sind auch die dem Befruchtungsapparat nächstbenachbarten Myceliumzweige zu neuem, kräftigem und ganz verändertem Wachsthum angeregt worden, sie umgeben den Befruchtungsapparat sammt den ascogenen Fäden *s s* mit einer parenchymatischen Gewebehülle *pp*, *rr*, innerhalb welcher auch die sporenbildenden Schläuche *a* entstehen, zwischen letzteren bemerkt man dünnere, unfruchtbare Schläuche, die sogenannten Paraphysen, welche aus der Fruchthülle *p p* entspringen. Es bedarf schließlich kaum der Erwähnung, dass die in den Schläuchen *a* entstandenen Sporen, wenn sie auf geeignetem Substrat keimen, wieder ein neues Mycelium erzeugen, an welchem gewissermaßen wie eine zweite Generation in dem oben angegebenen Sinne der Fruchtkörper in Folge der sexuellen Befruchtung entsteht.

Wie unsere Fig. 409 zeigt, wird bei Ascobolus nicht diejenige Zelle des Ascogons befruchtet, d. h. unmittelbar von dem Pollinodium berührt, welche nachher die ascogenen Fäden *s* und an diesen die Sporenschläuche *a* erzeugt; ganz ähnlich ist es nun bei der großen Algenabtheilung der Florideen, bei denen das weibliche Befruchtungsorgan ebenfalls aus einem mehrzelligen Körper besteht, aus welchem eine einzelne Zelle in Form eines langen Schlauches, die Trichogyne, entsteht, die den männlichen Befruchtungsstoff in sich aufnimmt; auch bei den Florideen sind es nunmehr andere Zellen des Carpogons, welche durch ihr weiteres Wachsthum schließlich die Sporen und gewöhnlich auch eine Hülle um dieselben bilden. Dabei ist aber noch zu erwähnen, dass bei den Florideen die Befruchtung nicht wie bei den vorhin betrachteten Ascomyceten durch Pollinodien, sondern durch sehr kleine Zellen vermittelt wird, welche in besonderen männlichen Organen zahlreich gebildet sich ablösen und passiv vom Wasser fortgespült in die Nähe der genannten Trichogyne kommen, an dieser sich festsetzen, um ihren Inhalt in dieselbe zu entleeren. Stahl hat gezeigt, dass auch die Fruchtbildung mancher Flechten in ganz ähnlicher Weise stattfindet.

Wenn auch äußerlich in hohem Grade verschieden von der Conjugation der Mucorineen stimmt doch im Wesentlichen die der Algenabtheilung der Conjugaten insofern damit überein, als auch hier Zellen von äußerlich gleichartiger Beschaffenheit, besonders in gleicher Größe sich mit einander verbinden, ihre protoplasmatischen Inhalte in eine Masse verschmelzen lassen, die dann als ruhende Zygote erst im nächsten Jahr keimfähig wird. Von dem Vorgang, der natürlich bei den verschiedenen Arten der Conjugaten wieder mannigfaltige Verschiedenheiten darbietet, lassen unsere Fig. 410 die wichtigsten Momente erkennen. Fig. 410 stellt links kurze Stücke von zwei langen Spirogyrafäden dar, wie man sie im Mai und Juni als ver-

filzte, grüne Watten überall auf stehenden Gewässern schwimmend findet. Diese beiden Fäden haben sich innerhalb des dichten Fadenfilzes der Alge auf eine längere Strecke hin parallel an einander gelegt, worauf aus den einander jedesmal gegenüberliegenden Zellen der beiden Fäden Ausstülpungen wie *a* und *b* hervorgewachsen sind, die auf einander treffend an



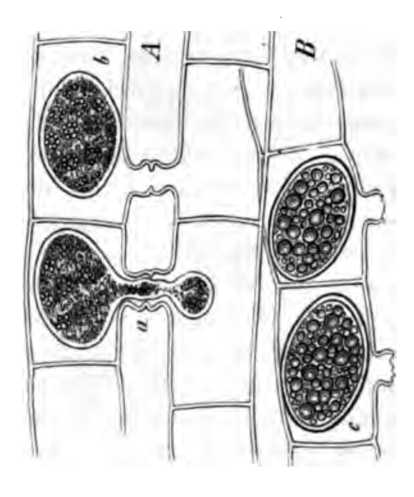


Fig. 410. Spirogyra longata. Links einige Zellen zweier sich zur Copulation vorbereitender Fäden; sie zeigen die schraubenförmig gewundenen Chlorophyllbänder, in denen an verschiedenen Stellen kranzartige Anordnungen von Stärkekörnern liegen; außerdem sind kleine Öltröpfchen in ihnen vertheilt. Der Zellkern jeder Zelle ist von Plasma umgeben, von welchem aus Fäden zur Zellwand gehen. Bei *b* Vorbereitungen zur Copulation. Rechts *A* in Copulation begriffen: bei *a* schlüpft der Plasmakörper der einen Zelle soeben hinüber in die andere, bei *b* haben sich die beiden Plasmakörper schon vereinigt; in *B* sind die jungen Zygoten schon mit einer Haut umkleidet.

der Berührungsstelle ihre Zellhaut auflösen und so zwischen zwei gegenüberliegenden Zellen einen Verbindungskanal darstellen, wie in Fig. 410 *A* bei *a* zu sehen ist; unterdessen zieht sich der dünne Protoplasmaschlauch, welcher die Zellwand auskleidet und in welchem das Chlorophyllband liegt, so zusammen, dass er eine sphaerische Masse darstellt, was nur durch Ausstoßung von Wasser möglich ist. Nun aber tritt ein Unterschied zwischen den beiden einander gegenüberliegenden Protoplasmakörpern auf: der eine bleibt nämlich ruhig liegen, während der andere, als ob er von jenem angezogen würde, einen Fortsatz in den Kanal hineinsendet, der jenen berührt und wenn dieser Contakt hergestellt ist, gleitet der ganze bewegliche Protoplasmakörper zu dem anderen hinüber, so zwar, dass es

aussieht, wie wenn etwa zwei auf Wasser schwimmende Oeltropfen einander berühren und verschmelzen (vgl. Fig. 410 *A a*). Die Vereinigung ist eine vollständige; nach dem sie stattgefunden, ist nichts mehr davon zu erkennen, dass der Körper *b* in Fig. 410 *A* aus zweien entstanden ist, selbst die beiden Spiralbänder sollen ihre Enden vereinigen und in eines übergehen. Die so entstandene Zygote nun umgiebt sich mit einer aus verschiedenen Schalen bestehenden Haut und nachdem die befruchteten Spirogyrafäden auf den Grund des Wassers hinabgesunken sind, bleiben die in ihnen enthaltenen Zygoten bis zum nächsten Frühjahr liegen, um dann in der auf pag. 42 Fig. 24 dargestellten Art zu keimen und an die Oberfläche des Wassers emporsteigend wieder lange durch Quertheilungen sich fächernde Spirogyrafäden zu bilden.

Deutlicher als bei den vorhin betrachteten Beispielen tritt bei Spirogyra die Thatsache hervor, dass es sich bei der Befruchtung um die Verschmelzung der Inhalte zweier Zellen handelt. Gegenüber der trägen Bewegung, welche hierbei nur von der einen der beiden Befruchtungszellen, die wir als die männliche bezeichnen dürfen, ausgeführt wird, kennt man jetzt eine große Zahl von Algen, deren Befruchtungszellen gleich gewöhnlichen unfruchtbaren Schwärmsporen zunächst im Wasser herumschwimmen, um sich, wenn sie einander nahe kommen, gegenseitig anzuziehen, sich zu berühren und dann zu verschmelzen. Zum Unterschied von nicht sexuellen Schwärmsporen nennt man solche sexuelle Schwärmer Gameten und das aus ihrer Vereinigung entstehende Produkt, welches ebenfalls gewöhnlich eine Ruheperiode durchzumachen hat, die Zygote. Ich will die Vorgänge im Zusammenhang an derjenigen Alge aus der Familie der Volvocineen beschreiben, an welcher diese Form der Befruchtung 1869 zuerst von Pringsheim beobachtet worden ist.

Pandorina morum Fig. 411 *I* ist eine der gemeinsten Volvocineen: Die sechszehn Zellen eines Individuums oder Coenobiums sind dicht zusammengedrängt, von einer dünnen Gallerthülle umgeben, aus welcher die langen Cilien hervorragen. Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt dadurch, dass jede der sechszehn Zellen abermals in sechszehn kleinere Zellen zerfällt, die auf ganz ähnliche Weise sich zu einem Coenobium gruppiren, wie es unten für Eudorina geschildert werden soll; die sechszehn Tochterfamilien (*II*) werden durch Auflösung der Gallerthülle der Mutter frei und jede einzelne, wieder mit Gallerthülle umgeben, wächst zur ursprünglichen Größe der Mutterfamilie heran. Ganz ähnlich wird auch die geschlechtliche Fortpflanzung eingeleitet: die jungen Familien erweichen ihre Gallerthülle, die einzelnen Zellen werden auf diese Weise frei und jede schwärmt einzeln für sich (*III*); diese freien Schwärmer sind von sehr verschiedener Größe, am Hinterende gerundet, grün, am vorderen die beiden Cilien tragenden spitz, hyalin und mit einem rothen Körperchen versehen. In dem Gewimmel dieser Schwärmer sieht man nun solche, die sich einander

paarweise nähern, einander aufsuchen; sie berühren sich zusammentreffend mit ihren Spitzen, verschmelzen zu einem anfangs biscuitförmigen Körper (*IV*), der sich nach und nach zu einer Kugel zusammenzieht (*V*), in welcher man anfangs noch die beiden rothen Körperchen und die vier Cilien an dem vergrößerten hyalinen Fleck wahrnimmt, jene wie diese aber verschwinden bald. Einige Minuten nach dem Beginne der Paarung ist die Zygote

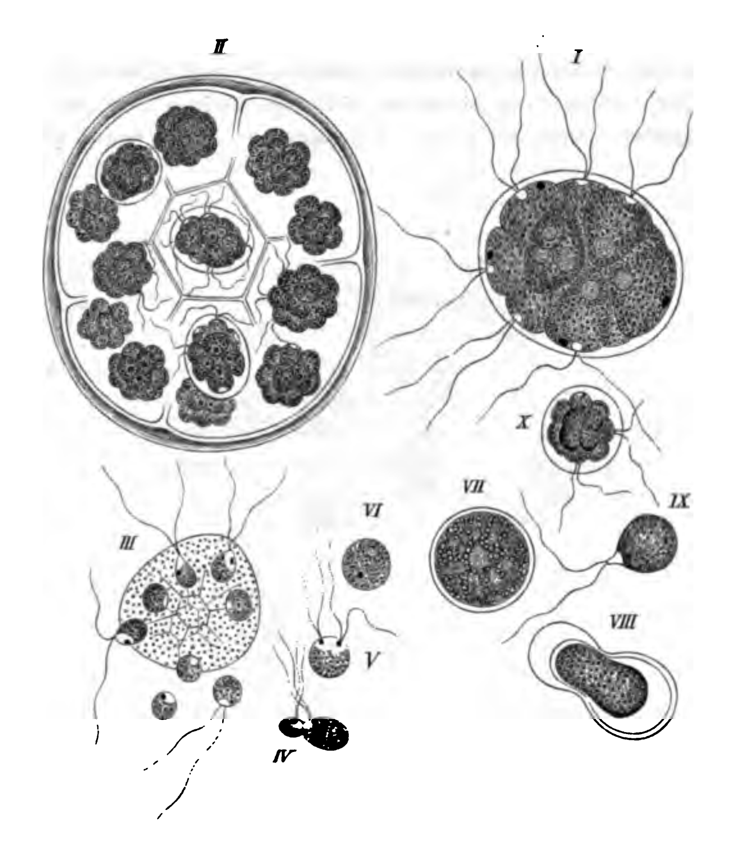


Fig. 411. Entwicklung von Pandorina Morum nach PRINGSHEIM: *I* eine schwärmende Familie, *II* eine solche in 16 Tochterfamilien getheilt; *III* eine geschlechtliche Familie, deren einzelne Zellen aus der verschleimten Hülle austreten; *IV*, *V* Paarung der Schwärmer; *VI* eine eben entstandene, *VII* eine ausgewachsene Zygote; *VIII* Umbildung des Inhaltes einer Zygote in eine große Schwärmzelle; *IX* dieselbe frei; *X* junge Familie aus der letzteren entstanden.

eine kugelige Zelle (*VI*), welche nun ruhig längere Zeit in ihrer Zellhaut liegen bleibt, ihre grüne Farbe in eine ziegelrothe übergehen lässt. Werden die eingetrockneten, unterdessen stark herangewachsenen Kugeln in Wasser gebracht, so beginnt die Keimung nach 24 Stunden; die äußere Schale der Zellhaut bricht auf, eine innere Schicht derselben quillt hervor und enthält nun eine oder zwei bis drei große Schwärmzellen, welche endlich austreten (*VIII* und *IX*), nach kurzem Schwärmen sich mit einer Gallerthülle um-

geben und durch succedane Theilung in sechszehn Primordialzellen zerfallen, die nun wieder eine Familie wie Fig. *I* bilden.

Man konnte anfangs besonderen Werth darauf legen, dass bei Pandorina sowohl, wie auch bei den Conjugaten (z. B. Spirogyra) die beiden sich sexuell vereinigenden Zellen von gleicher Größe und scheinbar auch von gleicher materieller Beschaffenheit sind und man nannte derartige Sexualakte Conjugationen im Gegensatz zu den gewöhnlichen, zumal bei Moosen und Gefäßkryptogamen ausschließlich vorkommenden Befruchtungsakten, wo die eine der beiden Sexualzellen relativ groß und unbeweglich als Eizelle fungirt, welche von einem relativ sehr kleinen und sehr beweglichen Zoosperm befruchtet wird. Indessen hat die Erfahrung der letzten

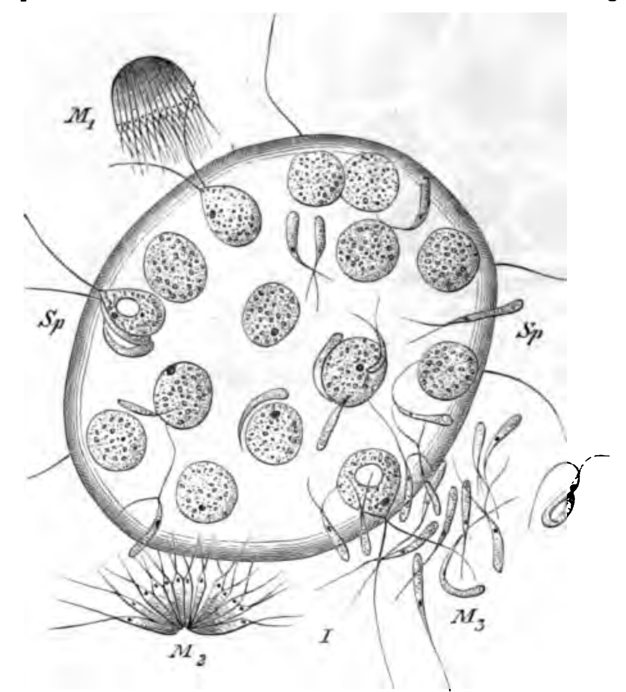


Fig. 412. Eudorina elegans, eine weibliche Kolonie (Coenobium) von Zoospermien *sp* umschwärmt (nach Goebel).

Jahre zahlreiche Fälle kennen gelehrt, aus denen zu entnehmen ist, dass zwischen der Conjugation und der gewöhnlichen Befruchtung durch Zoospermien kein wesentlicher Unterschied besteht, wie unter Anderem schon daraus zu entnehmen ist, dass bei sehr nahe verwandten Arten die eine und die andere Form der Befruchtung vorkommt. So fand z. B. Goebel bei einer Volvocinee, welche mit der vorhin beschriebenen Pandorina nahe verwandt ist und ähnlich wie diese rotirende Zellenfamilien darstellt, dass die Sexualzellen sich als Eier und relativ kleine Zoospermien unterscheiden. Die betreffende Pflanze, Eudorina elegans, besteht aus Gallert-Blasen von

elliptischer Form, in welchen 16 oder 32 Zellen enthalten sind, die je 2 Cilien besitzen, welche durch Löcher der Hülle in das umgebende Wasser weit hinausragen. Es findet eine ausgiebige Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege statt, indem jede einzelne Zelle einer Familie durch geeignete Theilungen sich wieder in eine aus 16 oder 32 Zellen bestehende Familie verwandelt; durch Auflösung der mütterlichen Hülle werden diese jungen Familien frei. Eher oder später aber zeigt sich eine sexuelle Differenz zwischen verschiedenen Familien, die einen sind männlich, die anderen weiblich; bei den letzteren nehmen die 16 oder 32 Zellen den Charakter von Eiern an, ohne sich von gewöhnlichen vegetativen Zellen auffallend zu unterscheiden. Bei den männlichen Familien dagegen entstehen durch Theilung jeder einzelnen Zellen 16—32 Zoospermien, lang gestreckte Körperchen, vorn mit zwei Cilien, deren anfangs grüne Farbe sich in gelb verwandelt. Die in einem Bündel zusammengeordneten Zoospermien M_1 bewegen sich schon innerhalb des Raumes, in welchem sie entstanden sind, gelangen dann ins Freie, wo sie herumschwärmen. Treffen sie auf eine weibliche Kolonie (Familie oder Coenobium), so verwickeln sich die beiderseitigen Cilien, die männliche Kolonie wird dadurch fixirt und fällt dabei, wie in Fig 412 M_2 und M_3, aus einander, worauf sich die vereinzelten Zoospermien, die sich jetzt noch bedeutend strecken, in die Gallertblase des weiblichen Organs einbohren (*Sp*). Sie dringen hier bis zu den Eizellen vor und legen sich (oft in Mehrzahl), nachdem sie an denselben tastend herumgekrochen sind, an sie an. Man darf annehmen, was in vielen anderen Fällen ja beobachtet ist, dass eines dieser Zoospermien in je eine Eizelle eindringt. Der Erfolg der Befruchtung ist auch hier die Bildung zweier Häute, die Verwandlung der grünen Färbung in eine ziegelrothe, in welchem Zustand der befruchtete Eikörper nunmehr eine Ruheperiode durchmacht.

So gering scheinbar die Ähnlichkeit der zuletzt beschriebenen Befruchtung mit derjenigen der Moose und Gefäßkryptogamen auch zu sein scheint, ist doch eigentlich in der Hauptsache kein Unterschied vorhanden, denn hier wie dort handelt es sich um die Verschmelzung eines kleinen Zoosperms mit einer relativ großen ruhenden Eizelle; nur darin liegt ein größerer Unterschied, dass bei den Moosen und Gefäßkryptogamen besondere Organe, die Archegonien und Antheridien, am Vegetationskörper entstehen, in denen nun die Eier und Zoospermien gebildet werden. Allein auch für dieses Verhalten findet man schon bei den Algen und Pilzen die ersten freilich einfacheren Beispiele: es entstehen am Vegetationskörper besondere Organe, aber von sehr einfachem Bau, in denen Eier erzeugt werden, die Oogonien, und andere, in denen zahlreiche Zoospermien sich bilden, die Antheridien, die man freilich besser als Spermogonien bezeichnen könnte. In sehr vollkommener Form tritt diese Art von Befruchtungsorganen bei den Fucusarten (Fig. 413 und 414) hervor, die auch deshalb

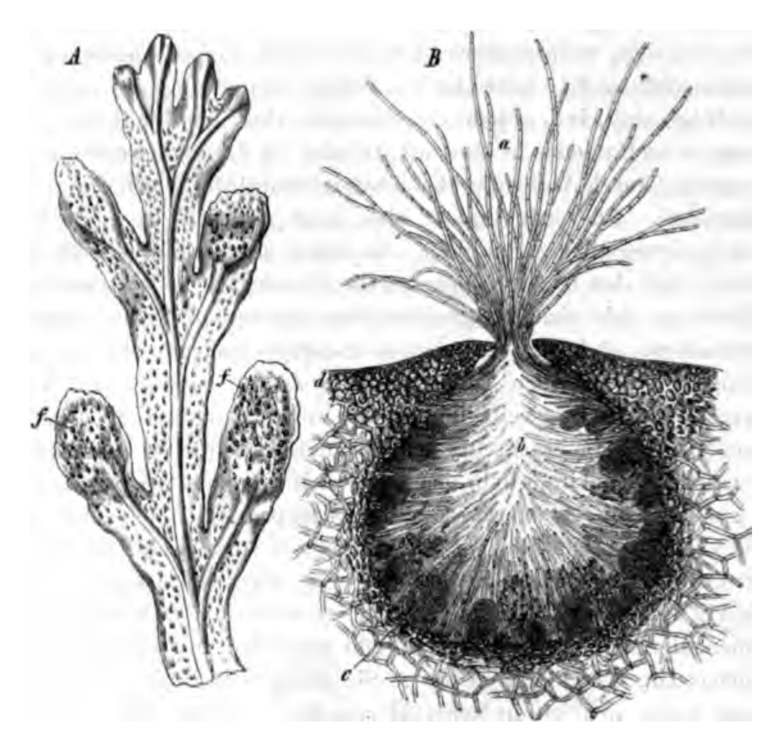


Fig. 413. Fucus platycarpus nach THURET. *A* Ende eines größeren Zweiges in natürl. Größe; *ff* fertile Zweige; *B* Querschnitt eines Behälters; *d* umgebendes Hautgewebe; *a* die aus der Mündung hervorragenden Haare. *b* innere Haare, *c* Oogonien, *e* Antheridien (vergl. Fig. 2).

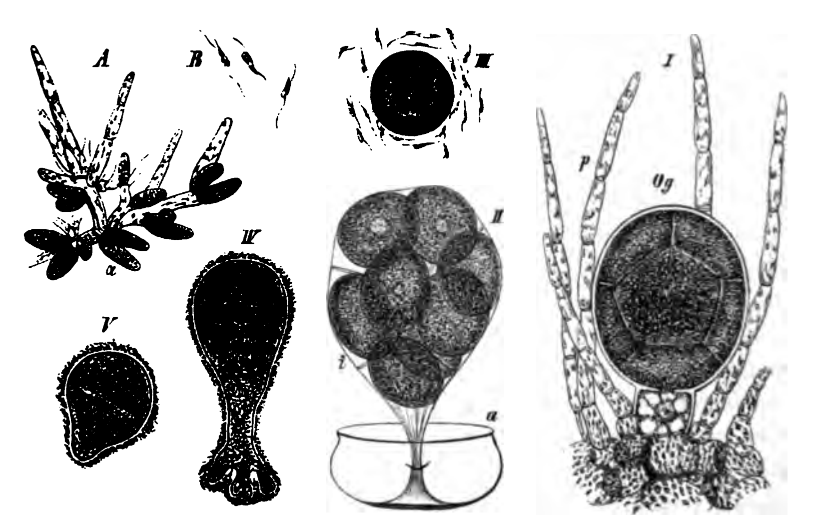


Fig. 414. Geschlechtliche Fortpflanzung von Fucus vesiculosus; *A* Antheridien tragende Zellfäden, *B* Zoospermien. *I* Oogonium *Og* mit Paraphysen *p*; *II* die äußere Haut *a* des Oogoniums ist geplatzt, die innere *i* hervorgetreten, sie enthält die Eier: *III* ein ausgetretenes Ei, von Zoospermien umschwärmt; *V* erste Theilung des befruchteten Eies; *IV* junger Fucus, durch Wachsthum des befruchteten Eies entstanden (nach THURET; Ann. des sciences nat. 1754 T. II. *B* 330mal, alles andere 160mal vergr.)

ier eine Erwähnung verdienen, weil bei manchen Arten zwei oder ıehrere Eier in einem Oogonium gebildet werden, die erst nach ihrem ustritt aus letzterem und frei im Wasser schwimmend, ohne eigene Be-egung zu besitzen, von den zahlreichen Zoospermien umschwärmt und efruchtet werden. Auch bei manchen Phycomyceten entstehen mehrere ier in einer Mutterzelle, d. h. in einem Oogonium. Den typischen Fällen er Muscineen und Gefäßkryptogamen nähern sich aber diejenigen Algen, o in einem Oogonium nur je ein Eikörper entsteht, der in der Haut des ogoniums unbeweglich liegen bleibt und von den durch eine Halsöffnung es Oogoniums eingedrungenen Zoospermien befruchtet wird.

Einen der klarsten und bestbeobachteten Fälle dieser Art findet man ei einer der nicht cellulären Algengattungen, bei unserer überall gemeinen aucheria, welche auf pag. 129, Fig. 107 abgebildet ist. Kultivirt man iese Alge in einem Napf mit Wasser am Fenster im Frühjahr, so pflanzt e sich zunächst nur auf ungeschlechtlichem Wege fort. In den Zweigen-en des chlorophyllreichen Schlauches, der den Spross dieser Pflanze dar-ellt, sammelt sich zu diesem Zweck eine größere Partie des Protoplasmas, orauf sich der betreffende Raum durch eine Querwand abgrenzt. Durch ne am Scheitel entstandene Öffnung zwängt sich nun der vorher etwas ›ntrahirte Protoplasmakörper ins Wasser hinaus, wie pag. 129 bei *A* dar-estellt ist. Der frei gewordene Körper *B* daselbst ist eine ungeschlechtlich ıtstandene Schwärmspore, welche auf ihrer ganzen Oberfläche sammtartig ıit kleinen kurzen Cilien besetzt früh Morgens nach ihrem Austritt nur urze Zeit rotirend herumschwimmt, sich endlich irgendwo festsetzt und un keimt (*D* und *E* pag. 129). In der citirten Figur ist bei *F* in *og* und *h* ıch der Sexualapparat unserer Vaucheria dargestellt; die hier fol-ende Fig. 415 giebt eine genauere Einsicht in die Befruchtungsvor-änge. Erst nach längerer Kultur, wenn zahlreiche Generationen der flanze durch ungeschlechtliche Schwärmsporen entstanden sind, kommen ıletzt auch Sexualorgane zum Vorschein und zwar dem einfachen Bau der aucheria entsprechend dadurch, dass sich Ausstülpungen an dem schlauch-›rmigen Spross bilden, wie in Fig. 415 *A* bei *og* und *h*; die dickere kürzere usstülpung, das zukünftige Oogonium, füllt sich mit chlorophyllreichem rotoplasma, wächst zu einem Körper heran, der ungefähr die Gestalt einer chief gerathenen Citrone besitzt (*og* in *B*) und mit einem sehr kurzen, ielförmigen Theil mit dem vegetativen Schlauch in Verbindung steht; urch eine Querwand an dieser Stelle wird die Protoplasmamasse, welche ich im Oogonium gesammelt hat, von den vegetativen Theilen der Pflanze bgetrennt. Endlich öffnet sich die Scheitelwarze des Oogoniums, der Pro-›plasmakörper zieht sich ein wenig zusammen, rundet sich ab und stößt urch den geöffneten Hals einen Tropfen Schleim aus — ein Vorgang, der ei vielen anderen Befruchtungen, vielleicht ganz allgemein vorkommt C bei *sl*). — Während sich so das Oogonium zur Befruchtung vorbereitet,

entwickelt sich an dem mit *h* bezeichneten, später hornähnlich gekrümmten Schlauche das Antheridium *a* (in *B*); in demselben sammelt sich ebenfalls Protoplasma, welches sich durch eine Querwand von dem stielförmigen Theile des Hörnchens abgrenzt und sodann in eine sehr große Zahl äußerst kleiner Körperchen zerfällt, deren jedes zwei Cilien trägt; dies sind die Zoospermien *D* in Fig. 415. Um die Zeit, wo der Oogoniumhals sich öffnet, platzt auch das Antheridium am Scheitel, um seine zahlreichen Zoospermien zu entlassen. Aus Gründen, die später einleuchten werden, ist es

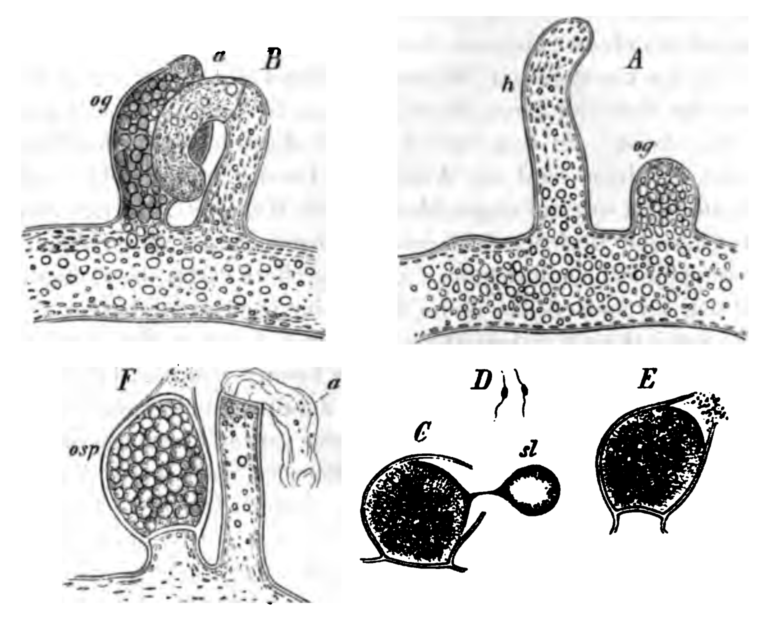


Fig. 415. *Vaucheria sessilis*. *A*, *B* Entstehung eines Antheridiums *a* an dem Aste *h* und des Oogoniums *og*; *C* geöffnetes Oogonium, einen Schleimtropfen *sl* ausstoßend, *D* Zoospermien, *E* Ansammlung derselben am Schnabel des Oogoniums *F*: *a* Antheridium entleert, *osp* Oospore in dem Oogonium. *ABEF* nach der Natur, *CD* nach PRINGSHEIM.

nicht gerade wahrscheinlich, dass die Befruchtung, die nun folgt, zwischen den beiden Sexualorganen stattfindet, die so wie in unserer Figur dicht neben einander stehen, vielmehr ist es wahrscheinlich, dass für gewöhnlich die Zoospermien eines anderen Sexualapparates die Befruchtung des Eies im Oogonium bewirken; wenigstens eines derselben tritt in dieses ein, worauf das Ei sich mit einer dicken, festen Haut umkleidet und nachdem das ganze Oogonium sich von der Mutterpflanze abgelöst hat, tritt die Ruheperiode ein, nach welcher das befruchtete und eingekapselte Ei zu keimen im Stande ist.

Mit den zuletzt beschriebenen Fortpflanzungsvorgängen, obgleich sie an einer so einfachen, nicht einmal cellulären Alge stattfinden, haben wir uns wie gesagt schon den typischen Fortpflanzungsprocessen der Moose und höheren Kryptogamen angenähert; sogar der Generationswechsel, dessen

erste noch unklare Anfänge übrigens bei vielen anderen Algen und Pilzen nachzuweisen sind, kommt hier deutlicher zum Vorschein.

Wir wenden uns nunmehr zur Fortpflanzung **der Moose,** und da es mir keineswegs darauf ankommt, eine vollständige Uebersicht über alle Abtheilungen des Pflanzenreiches zu geben, so entnehme ich der ganzen

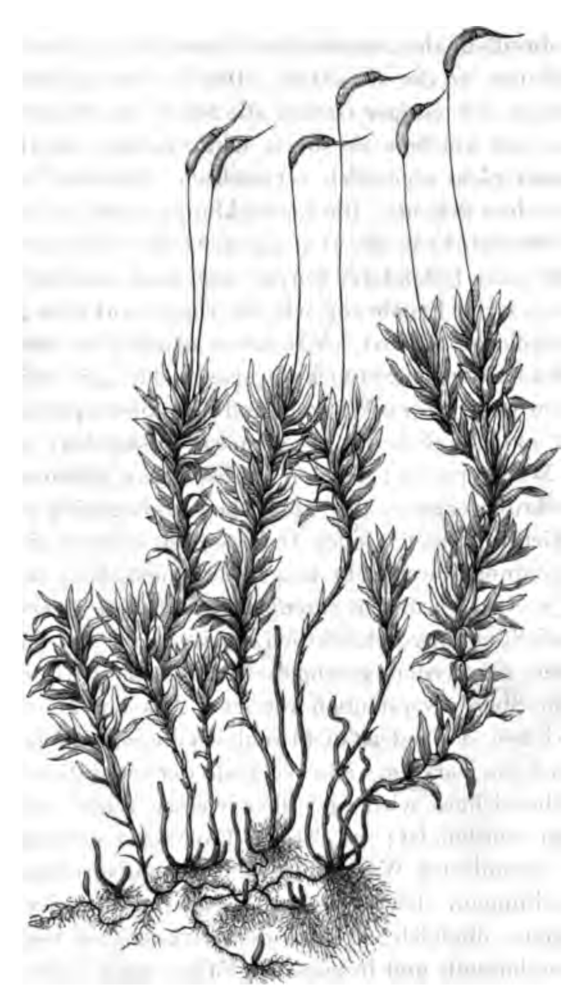


Fig. 446. Catharinea undulata, ein Laubmoos (nach SCHIMPER).

umfangreichen Gruppe mit Uebergehung der Lebermoose nur ein Beispiel aus der Abtheilung der Laubmoose und wende mich dabei an die höchstentwickelten Formen.

Zur vorläufigen Orientirung mag Fig. 446 dienen. Sie stellt eines unserer gemeinsten Laubmoose, die Catharinea undulata, auf der Höhe ihrer Entwicklung vor: man bemerkt zahlreiche, aufrechte, mit Blättern

besetzte Sprosse, welche an ihrem Gipfel die »Moosfrüchte« oder Sporogonien tragen; es sind gekrümmte Kapseln auf langen, dünnen Stielen, deren jede vorn mit einem Schnabel versehen und mit einer Haube, der sogenannten Kalyptra, bekleidet ist; diese scheinbaren Früchte sind jedoch etwas ganz anderes als etwa die Früchte einer Blüthenpflanze. Will man die letzteren, z. B. die Kirschen eines Kirschbaumes, für sich allein haben, so muss man sie abreißen oder abschneiden; denn solche Früchte sind selbst ein Theil der Pflanze, an der sie sitzen. Das ist aber bei den Moosen ganz anders: man kann mit einiger Gewalt die Stiele der Moosfrüchte einfach aus dem Spross, auf welchem sie sitzen, herausheben: ihr Gewebe ist mit dem des Sprosses nicht eigentlich verwachsen, der Stiel steckt nur gewissermaßen in einer Scheide. Die Entwicklungsgeschichte zeigt nun, dass die sogenannte Moosfrucht in der That gar nicht ein Theil der Mutterpflanze ist, sondern ein ganz besonderer Körper von ganz anderer Organisation, der nur zum Zweck der Ernährung wie ein Parasit auf dem grünblättrigen Spross der Moospflanze aufsitzt. Wir haben nämlich in unserem Bild die beiden Hauptabschnitte der Entwicklungsgeschichte, die beiden Wechselgenerationen, vor uns: die aus Wurzeln und belaubten Sprossen bestehende Moospflanze ist ursprünglich aus einer Spore entstanden, also auf ungeschlechtlichem Wege erzeugt; an den Laubsprossen haben sich später die beiderlei Befruchtungsorgane, die weiblichen Archegonien und die männlichen Antheridien, gebildet. Jedes Archegonium enthielt eine Eizelle, die nach der Befruchtung durch sehr langsames Wachsthum mit zahlreichen Zelltheilungen je eine Moosfrucht erzeugt hat und diese ihrerseits bringt in der Kapsel schließlich ungeschlechtlich entstandene Sporen hervor; sie öffnet sich, indem der vordere geschnäbelte Kapseltheil wie ein Deckel abfällt, so dass die Sporen verstäuben können. Aus den keimenden Sporen der Moose entwickelt sich jedoch nicht sogleich die eigentliche Moospflanze, sondern zunächst ein Vorkeim, eine Vorstufe der eigentlichen Pflanze, die als Protonema bezeichnet wird und über welche schon auf pag. 82 das Nöthigste gesagt worden ist; an diesem Protonema entstehen die Laubsprosse durch verändertes Wachsthum und dementsprechend unter veränderten Zelltheilungen. Ich werde auf dieses Gebilde hier nicht weiter Rücksicht nehmen, obgleich es eines der wirksamsten vegetativen Vermehrungsorgane darstellt und in manchen Fällen sogar Jahre lang fortlebt, während die eigentlichen Moospflanzen an ihm nur als vorübergehende Erscheinungen jährlich wiederkehrend auftreten.

Die speciellere Betrachtung der eigentlichen Fortpflanzungsorgane knüpfe ich an ein anderes Laubmoos, die schon früher genannte Funaria hygrometrica, die sehr häufig in dichten Rasen auf Grasplätzen, Waldblößen u. s. w. durch die ungemein zahlreichen, sehr langstieligen, leuchtend gelbroth gefärbten Früchte auch dem Nichtbotaniker auffällt; die Pflänzchen selbst sind klein, nur wenige Millimeter hoch, die Stämmchen

nur etwa mit einem Dutzend Blätter besetzt; sie tragen an ihrem Gipfel Zusammenstellungen von Geschlechtsorganen, die man recht wohl als Blüthen bezeichnen kann. Die kleineren Exemplare sind männlich, sie erzeugen ausschließlich Antheridien, welche zahlreich zusammengedrängt innerhalb einer Rosette von Blättchen stehen, die sie wie eine Blüthenhülle umgiebt. Die weiblichen Pflänzchen sind größer und tragen am Gipfel des Stämmchens etwa ein Dutzend Archegonien, die von einer mehr knospenartig geschlossenen Blatthülle umgeben sind.

Dass die Archegonien der Moose und auch der Gefäßkryptogamen im Grunde wesentlich dasselbe sind wie die Oogonien der Algen und dass ebenso die Antheridien nur complicirter gebaut sind als bei jenen, wurde schon angedeutet.

Fig. 417 zeigt in *A* die weibliche Blüthe im Längsschnitt, bei *a* eine Gruppe von Archegonien, bei *b* die Durchschnitte der Hüllblätter. Den

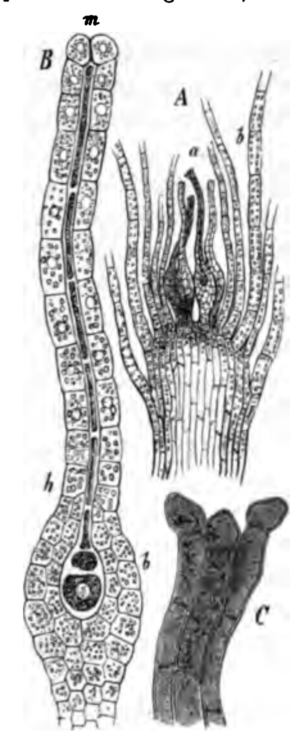




Fig. 418. Funaria hygrometrica; *A* aufplatzendes Antheridium. *a* die Zoospermien (350); *B* letztere stärker vergrößert; *b* im Bläschen, *c* freies Zoosperm von Polytrichum (800).

Fig. 417. Funaria hygrometrica (ein Laubmoos). *A* die weibliche Blüthe. *a* Archegonien. *b* Hüllblätter. *B* ein einzelnes Archegonium vor der Öffnung des Deckels *m* und des Halses *h*, bei *b* der Bauch mit der Eizelle. *C* Hals eines alten, befruchteten Archegoniums.

anatomischen Bau eines Archegoniums stellt *B* zu der Zeit dar, wo das weibliche Organ noch nicht befruchtungsfähig ist, aber in kurzer Zeit es werden wird: *b* ist der Bauch des Archegoniums, der seinerseits von einem kurzen, ziemlich dicken Stiel getragen wird; *h* bis zu *m* hinaufreichend ist

der Hals, der sich bei den meisten Moosen durch seine sehr beträchtliche Länge auszeichnet und oben bei *m* durch 4 Deckelzellen zunächst noch verschlossen ist. Im Bauch erkennt man eine länglich eiförmige Höhlung, von welcher aus die ganze Länge des Halses durchlaufend ein Kanal bis zu den Deckelzellen *m* hinaufreicht. Im Grunde sind beide zusammen aber eine die Axe des ganzen Archegoniums einnehmende Reihe von Zellen, deren Protoplasma in unserer Figur durch Präparation contrahirt und besser sichtbar gemacht ist. Die unterste und größte Protoplasmamasse stellt die noch unreife Eizelle dar; über ihr liegt in der centralen Höhle eine kleinere Zelle, die sogenannte Bauchkanalzelle und der enge Halskanal ist jetzt noch von dünnen langgezogenen Protoplasmakörpern, den Halskanalzellen, ausgefüllt. — Bei völliger Reife des Archegoniums, wenn zugleich Wasser dasselbe umspült, schwellen die nunmehr verschleimten und mit Wasser stark aufquellenden Halszellen an und unter ihrem Druck öffnet sich der Hals bei *m*, indem die Deckelzellen aus einander weichen; der im Kanal enthaltene Schleim tritt heraus und so entsteht ein offener Kanal, auf dessen Grunde im Bauch des Archegoniums die nunmehr fertig ausgebildete, völlig gerundete Eizelle liegt. In diesem Zustand kann die Befruchtung stattfinden.

Die unterdessen ebenfalls völlig ausgebildeten Antheridien der männlichen Pflanze sind im fertigen Zustand sackartige Körper, die auf dünneren Stielen sitzen; die Wandung des Sackes besteht aus einer einfachen Schicht von chlorophyllreichen Zellen, deren Farbstoff bei der Reife sich röthet. Der ganze von dieser Wandung eingeschlossene Raum ist mit sehr zahlreichen und sehr kleinen Zellen angefüllt, deren jede ein Zoosperm erzeugt. Sind die Antheridien völlig ausgebildet und erfüllt ein Wassertropfen die männliche Blüthe, so werden in Folge der Aufsaugung die Antheridien an ihrem Scheitel gesprengt und aus dem Riss, wie Fig. 418 *A* bei *a* zeigt, tritt eine dicke, schleimig teigige Masse hervor, die ganz und gar aus den Mutterzellen der Zoospermien besteht, wie *B*, *b* zeigt. Durch Wasseraufnahme quellen diese Zellen auf, isoliren sich von einander und bald schlüpfen die Zoospermien aus ihren Hüllen aus, um sich lebhaft im Wasser zu tummeln. Die Zoospermien der Moose sind fadenförmig, schraubenartig gewunden, am hinteren Ende dicker, vorn zugespitzt und mit zwei langen Cilien versehen (Fig. 418 *B*, *c*).

Wie bei allen Moosen und Gefäßkryptogamen öffnen sich die Archegonien sowohl wie die Antheridien, nachdem sie völlig reif geworden sind, doch nur, wenn sie von Wasser umspült werden. Dass dies bei den Moosen in geeigneter Weise geschieht, wird durch ihren rasenförmigen Wuchs bedingt: die Pflänzchen stehen dicht beisammen und wenn es regnet, wirkt der Rasen mit seinen kleinen Hohlräumen zwischen den Blättern wie ein Schwamm, zumal die männlichen und weiblichen Blüthen werden vom Wasser durchspült und die gerade reif gewordenen Archegonien und An-

theridien öffnen sich; die Zoospermien haben nun Gelegenheit, in dem Wasser, welches den Moosrasen durchtränkt, fortzuschwimmen, sie gelangen in die Nähe einer Archegoniumöffnung und wie durch eine Anziehung der Eizelle getrieben, unter Vermittlung des aus dem Archegoniumhals ausgestoßenen Schleims, sammeln sie sich an der Halsöffnung, einige dringen selbstbeweglich in den Kanal ein und endlich gelangt ein Zoosperm bis an die Eizelle, in die es sicherlich eindringt, um seine Substanz in derselben aufzulösen.

Damit ist nun auch hier die Befruchtung geschehen und, wie gewöhnlich, ist die nächste Wirkung die, dass die Eizelle eine Zellstoffhaut ausscheidet und dann langsam zu wachsen beginnt; dieses Wachsthum ist von entsprechenden Zelltheilungen begleitet, es entsteht also ein vielzelliger Embryo, (Fig. 419 *A f f'*) in der Bauchhöhle des Archegoniums (*b b*.) — Während des weiteren Wachsthums des Embryos wächst auch der Bauch des Archegoniums lebhaft mit fort, wie aus Fig. 419 *B* und *C* leicht zu ersehen ist; man bemerkt, wie der nunmehr geröthete und abgestorbene Hals *h* des Archegoniums noch oben aufsitzt. Dieser den Embryo wie ein lockerer Sack umgebende fortgewachsene Archegoniumbauch ist die Kalyptra.

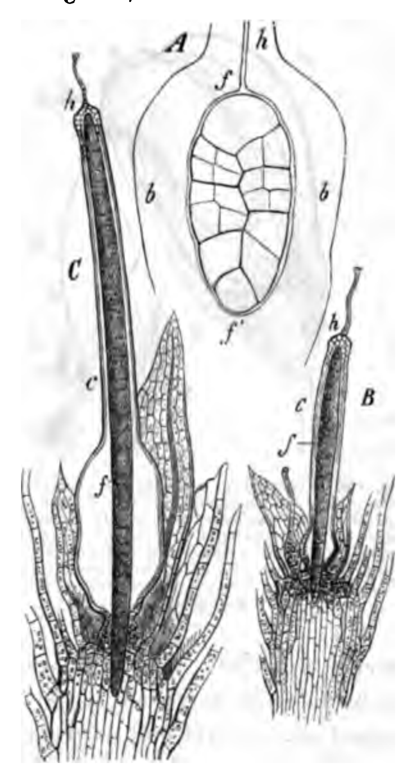


Fig. 419. Funaria hygrometrica; *A* Anlage des Sporogoniums *f f'* im Bauche *b b* des Archegoniums (optischer Längsschnitt, 500.) — *B*, *C* verschiedene weitere Entwicklungsgrade des Sporogoniums *f* und der Kalyptra *c*; *h* Hals des Archegoniums (ungefähr 40 mal vergr.).

Innerhalb der Kalyptra wächst nun der Embryo der Laubmoose zu einem langen, ungefähr spindelförmigen Körper *f* heran, dessen unteres Ende sich in das Gewebe des Moosstämmchens einbohrt, ohne jedoch mit ihm in eigentlich organische Verbindung zu treten. Wenn dieser langgestreckte Embryo eine gewisse Länge erreicht hat, dann reißt die Kalyptra in der Nähe ihrer Basis ab: der untere Theil bleibt als sogenannte Vaginula am Stämmchen sitzen, während der ganze obere Theil der Kalyptra von dem sich streckenden Embryo, diesen dicht umhüllend, mit emporgehoben und von ihm aus ernährt wird. Innerhalb der Kalyptra nun schwillt der obere Theil des bisher noch stielförmigen Embryos dicker

werdend an: es bildet sich die Sporenkapsel der Moosfrucht, auf welcher immer noch die Kalyptra sitzt.

Es würde zuviel Raum erfordern, die Ausbildung der Moosfrucht im Einzelnen zu beschreiben, das Nöthige mag durch unsere Fig. 420 erläutert werden. Sie zeigt uns in *A* bei *c* die Kalyptra, wie sie noch den ganzen Embryo umhüllt, bei *B* ist der letztere bereits zur Moosfrucht oder zum Sporogonium ausgebildet, er besteht aus einem langen, dünnen Stiel *s* (Seta) und der Sporenkapsel *f*, auf welcher noch die Kalyptra *c* sitzt. — *C* stellt einen Längsschnitt durch die Sporenkapsel dar, die innerhalb einer sehr kräftig und schön ausgebildeten Epidermis aus verschiedenen parenchymatischen Gewebsschichten besteht und vorn den schon erwähnten

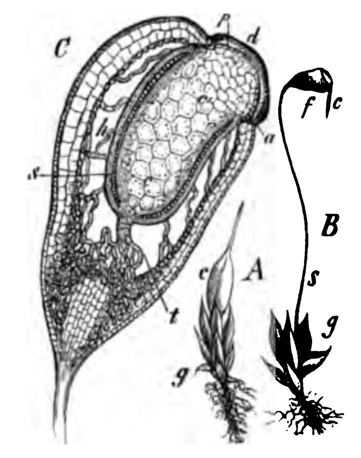


Fig. 420. Funaria hygrometrica; *A* ein belaubtes Stämmchen *g* mit der Kalyptra *c*; *B* eine Pflanze *g* mit dem fast reifen Sporogonium, dessen Seta *s*, Kapsel *f*, Kalyptra *c*; *C* symmetrisch halbirender Längsschnitt der Kapsel; *d* Deckel, *a* Annulus, *p* Peristom, *c c'* die Columella, *h* Luftraum, *S* die Urmutterzellen der Sporen; bei *A* ist das Gewebe der Columella gelockert, in confervenartige Fäden verwandelt.

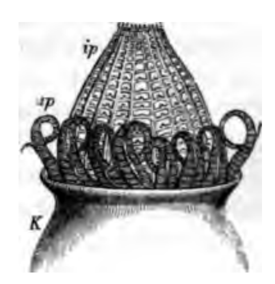


Fig. 421. Die Mündung der Urne *K* von Fontinalis antipyretica 50mal vergrößert nach SCHIMPER; *op* äußeres Peristom, *ip* inneres Peristom.

Deckel *d* bildet. Eine mittlere, großzellige Gewebsmasse *c'* ist durch große Intercellularräume *h* von den peripherischen Gewebsschichten der Kapsel abgesondert und wird als Columella bezeichnet. Eine dem Umfang der Columella naheliegende Schicht erzeugt die Mutterzellen, welche durch wiederholte Zweitheilung je vier Sporen zum Vorschein bringen. Es mag dabei bemerkt werden, dass in ganz ähnlicher Art wie bei den Moosen auch die Sporen der Gefäßkryptogamen als Tetraden (Vierlinge) aus ihren Mutterzellen entstehen und dass die Pollenkörner der Blüthenpflanzen ganz dasselbe thun, denn sie sind in der That auch nichts Anderes als Sporen.

Sind die Sporen der Mooskapsel reif, so löst sich der aus Epidermis bestehende Deckel *d* (Fig. 420 *C*) bei *a* von dem urnenförmigen Theil der Frucht ab, indem das großzellige Parenchym sich desorganisirt und so

'net sich der die Sporen enthaltende Raum. Bei den vollkommener orga-
sirten Moosen bleibt bei dem Abfallen des Deckels ein einfacher oder
ppelter Kranz von zierlich geformten Organen stehen, das Peristom,
elches aus festeren Wandpartien des den Deckelraum ausfüllenden Zell-
webes gebildet ist und zur Sporenaussaat beiträgt, indem sich die »Zähne«
s Peristoms hygroskopisch ein- und ausrollen; Fig. 421 zeigt den Bau
ies doppelten Peristoms in einem besonders ausgezeichneten Falle.

Die aus der Kapsel entleerten Sporen keimen nun und erzeugen das
otonema, von dessen Betrachtung wir oben ausgegangen sind.

Die Fortpflanzungsorgane und den Generationswechsel der nur mit
nerlei Sporen wachsenden **Gefäfskryptogamen** will ich an den Equiseten
er Schachtelhalmen, soweit es unserem Zweck entspricht, darstellen und
gleich wähle ich als Beispiel die größte und schönste bei uns wachsende
t, das Equisetum Telmateja, mit dem übrigens unser überall auf Triften
id Feldern wachsendes gemeines Equisetum arvense (der Ackerschachtel-
lm) übereinstimmt. Alle Equiseten leben vorwiegend unterirdisch, wo
re Sprosse in Form von Rhizomen zum Theil horizontal, zum Theil ab-
ärts vordringen und oft weite Räume occupiren. An den Rhizomen ent-
ehen Knospen, die sich von vornherein aufwärts richten, um im Früh-
hr oft aus beträchtlicher Tiefe emporwachsend, das Tageslicht zu ge-
innen; diese Sprosse sind aber von zweierlei Art: die erst später bei
ärmerem Wetter auftauchenden wachsen bis zu Mannshöhe heran und
zeugen in den Axeln ihrer hautartigen Blattscheiden Quirle von dün-
ren Seitensprossen, die sich dann abermals in ähnlicher Weise verzwei-
n; es sind die Laubsprosse dieser Pflanzen, deren Chlorophyllgewebe
doch nicht in den unscheinbaren Blattscheiden, sondern in der Rinde der
cundären und tertiären Sprossaxen sich bildet. Die Assimilationspro-
ikte derselben wandern in die unterirdischen Rhizome, die unter günsti-
n Bedingungen wohl Jahrhunderte lang fortleben können. — Die andere
t der orthotropen, ans Tageslicht hervortretenden Sprosse kommt zei-
ger im Frühjahr zum Vorschein, erzeugt kein Chlorophyll und hat nur
e eine Aufgabe, die schon lange vorher an dem noch unterirdischen Spross
zeugten ungeschlechtlichen Sporen oberirdisch zu voller Reife zu bringen
id sie dem Winde zur Aussaat preiszugeben. Die nur 20—30 Cm. hoch
erdenden Sporangienträger endigen oben in einem eiförmigen oder walzen-
inden Fruchtstand, wenn man es so nennen will, d. h. der Gipfeltheil der
prossaxe trägt in dicht über einander stehenden Quirlen zahlreiche sechs-
kige Schilder (metamorphosirte Blätter), welche auf schlanken horizon-
len Stielen sitzen, auf ihrer der Axe zugekehrten Unterseite aber eine
ößere Zahl dünnwandiger, zarter Säckchen, die Sporangien tragen; Ver-
iltnisse, die aus unserer Fig. 422 auch ohne ausführliche Beschreibung
nreichend verständlich werden. — Die reifgewordenen Sporangien öffnen
ch durch je einen Längsriss und entlassen ihre Sporen. Man braucht nur

im März oder April einen dieser Fruchtträger abzureißen und seine Fruchtähre etwa auf dem Handteller auszuklopfen, so gewinnt man die Sporen massenhaft in Form eines äußerst feinen, grünlichen Pulvers. Hat man dasselbe etwa auf einem Stück Papier gesammelt und haucht man leise darauf, so bemerkt man eine wühlende, wimmelnde Bewegung in ihm, die man bei gleichem Verfahren jedoch besser erkennt, wenn man einige Sporen auf den Objektträger des Mikroskops überträgt und sie bei schwacher Vergrößerung betrachtet; man erkennt dann, dass jede einzelne Spore die an

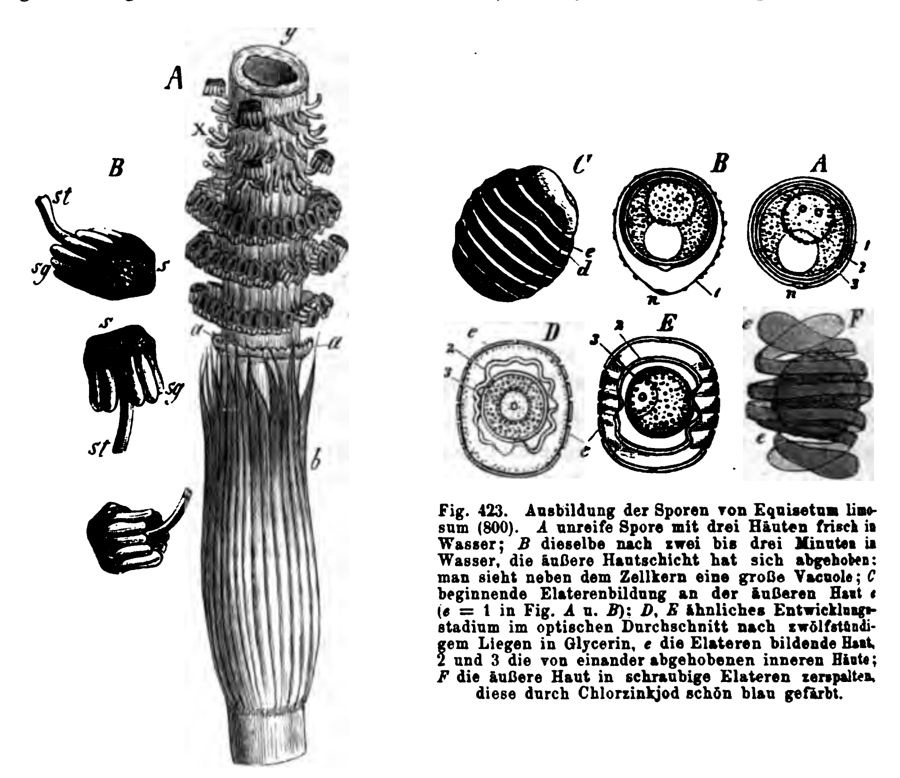


Fig. 423. Ausbildung der Sporen von Equisetum limosum (800). *A* unreife Spore mit drei Häuten frisch in Wasser; *B* dieselbe nach zwei bis drei Minuten in Wasser, die äußere Hautschicht hat sich abgehoben: man sieht neben dem Zellkern eine große Vacuole; *C* beginnende Elaterenbildung an der äußeren Haut *e* (*e* = 1 in Fig. *A* u. *B*): *D*, *E* ähnliches Entwicklungsstadium im optischen Durchschnitt nach zwölfstündigem Liegen in Glycerin, *e* die Elateren bildende Haut, 2 und 3 die von einander abgehobenen inneren Häute; *F* die äußere Haut in schraubige Elateren zerspalten, diese durch Chlorzinkjod schön blau gefärbt.

Fig. 422. Equisetum Telmateja. *A* der obere Theil eines fertilen Stengels mit der unteren Hälfte der Ähre (nat. Gr.); *b* Blattscheide, *a* der sogen. Ring (Hochblatt); *x* die Stiele abgeschnittener Sporangialblätter, *y* Querschnitt der Ährenspindel. — *B* Schilder (Sporangialblätter) in verschiedenen Lagen, wenig vergr.; *st* der Stiel, *s* der Schild, *sg* die Sporangien.

und für sich eine kugelrunde, mit dünner, fester Haut und chlorophyllhaltigem Protoplasma versehene Zelle ist, an einem Punkte (bei *n* Fig. 423 *A*, *B*) mit zwei sich kreuzenden langen Bändern in Verbindung steht. Bei trockener Luft sind diese gekreuzten Bänder breit aus einander geschlagen; es genügt aber, während man in das Mikroskop schaut, nur leise auszuathmen und so den Sporen feuchte Luft zuzuführen, damit die Bänder sofort in Bewegung gerathen; mit außerordentlicher Geschwindigkeit rollen sie sich um die Spore herum so zusammen, wie in unserer Fig. 423 *F*, um sofort

wieder, wenn die wenige hygroskopisch aufgenommene Feuchtigkeit verdunstet, sich energisch aus einander zu schlagen. Diese Bewegungen der »Elateren« geschehen so energisch und rasch, dass die Sporen in hüpfende Bewegung gerathen, die offenbar auch im Freien bei Veränderung der Luftfeuchtigkeit eintritt und irgendwie dazu beitragen mag, die Sporen an geeignete Keimungsorte zu bringen.

Diese Sporangienträger der Equiseten verschwinden nach der Sporenaussaat; andere Arten, z. B. Equisetum limosum, welches umfangreiche Sümpfe zuweilen völlig occupirt, senden jedoch nur einerlei Sprosse über die Erde, die zugleich chlorophyllhaltig sind und am Gipfel die Sporangienähre tragen.

Die ganze bisher beschriebene Equisetumpflanze entbehrt aller Sexualorgane: als Fortpflanzungsorgane erzeugt sie ausschließlich die beschriebenen Sporangien, die ganze Pflanze ist also durchaus geschlechtslos und dies gilt nicht bloß von den Schachtelhalmen, sondern ganz ebenso von den Farnkräutern und den bärlappartigen Pflanzen (Lycopodiaceen und Selaginellen u. s. w.) In allen diesen Fällen ist die gewöhnlich langlebige, zuweilen wie bei den Baumfarnen und den vorweltlichen Lepidodendren baumartig große Pflanze ungeschlechtlich, sie erzeugt als Fortpflanzungsorgane immer nur Sporangien.

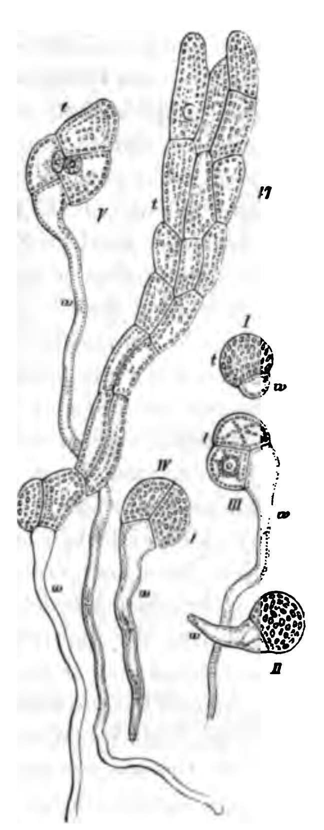


Fig. 424. Erste Entwicklungsstadien des Prothalliums von Equisetum Telmateja; *w* überall der erste Wurzelschlauch, *t* die Anlage des Sprosses; Entwicklungsfolge nach den Nummern *I*—*VI*. (Vergr. ungef. 200).

Säet man nun die Sporen des Schachtelhalmes etwa auf die Oberfläche von Wasser aus, auf welchem sie schwimmen, so hat man leicht Gelegenheit, ihre ersten Keimungszustände zu beobachten. Dieselben sind in Fig. 424 dargestellt; man bemerkt, wie die keimende Spore zunächst (*I* und *II*) in Wurzel (*w*) und Spross (*t*) sich sondert; die Wurzel, ein einfacher Schlauch, wendet sich geotropisch abwärts, der chlorophyllhaltige Sprosstheil *t* schwimmt auf dem Wasser und erleidet fortwährend zahlreiche Zelltheilungen. Auf gewöhnlichem Wasser keimend bringen es die Pflänzchen jedoch gewöhnlich nicht weiter als in unserer Fig. 424 *VI*; ihre volle Entwicklung erreichen sie jedoch, wenn man die Sporen auf lehmige Erde oder auf die

Oberfläche eines mit Nährstoffen getränkten Torfziegels aussäet; dann zeigt sich, dass im Laufe mehrerer Wochen winzig kleine Pflänzchen gewöhnlich in dichtem Rasen zusammenstehen, die sich bei näherer Untersuchung als zweierlei Art erweisen, nämlich kleinere männliche, wie in Fig. 425 *A* und viel größere wie in Fig. 426 weibliche. Man bemerkt bei der Betrachtung der genannten Figuren, dass die aus den Sporen entstandenen Pflänzchen, die übrigens sehr schwer zu kultiviren sind, nicht die geringste Ähnlichkeit mit einer Equisetenpflanze darbieten. Die letztere ist eine in jeder Beziehung hochorganisirte Pflanze, ihre Wurzeln entsprechen ganz dem Typus der höheren Pflanzen, ihre Sprossaxen und Blätter sind mit einer sehr kräftig ausgebildeten Epidermis überzogen, neben farblosem und grünem Parenchym enthält das Grundgewebe der Sprossaxen sklerenchymatische Stränge und die wenn auch dünnen und zarten Gefäßbündel besitzen alle wesentlichen Elemente von solchen. Ganz anders die aus den Sporen entstandenen Pflänzchen, deren verzweigter Spross zwar assimilirendes Chlorophyll besitzt, sonst aber den einfachsten Zellenbau darbietet: die Wurzeln sind einfache lange Schläuche.

Man sieht schon jetzt, dass die Keimung der Schachtelhalmsporen etwas ganz anderes bedeutet als die Keimung eines Samenkornes bei den Blüthenpflanzen: auch das winzigste Samenkörnchen, wie das des Tabaks oder einer Campanula enthält eine junge Pflanze, einen Keim, der sofort bei seiner ersten Entwicklung die Charaktere seiner Mutterpflanze reproducirt. Es wäre daher sehr unpassend, die aus den Equisetensporen entstandenen kleinen Pflänzchen einfach Keimpflanzen nennen zu wollen, da sie in der Entwicklungsgeschichte eine ganz andere Rolle spielen; sie werden gewöhnlich Prothallien genannt.

Die kleinen männlichen Prothallien der Equiseten erzeugen an ihren Rändern einige Antheridien, die nur wenige Zoospermien bilden. Sie bestehen aus einer einfachen Zellenschicht und einem Gewebekern, dessen Zellen je ein Zoosperm erzeugen. Das Aussehen eines solchen ist in unserer Fig. 425 in *B—D* dargestellt; gleich denen der Farne haben auch die Zoospermien der Equiseten zahlreiche Wimpern zum Zweck ihrer Schwimmbewegungen, denn so wie bei den Algen und Moosen und bei allen übrigen Gefäßkryptogamen kann die Befruchtung durch Zoospermien immer nur mit Hilfe von Wasser stattfinden, auch wenn die Prothallien nur auf feuchtem Grunde wachsen, wo die Geschlechtsorgane soweit heranreifen, dass bei gelegentlicher Durchtränkung des ganzen Rasens mit Wasser die Antheridien und Archegonien sich öffnen und die Zoospermien von jenen zu diesen schwimmen können.

Die Archegonien der weiblichen Prothallien sind in Fig. 426 bei *a* dargestellt: sie haben in der Hauptsache denselben Bau wie die der Moose, nur sind sie einfacher organisirt und mit ihrem Bauchtheil stecken sie im Gewebe des Prothalliums, aus welchem nur der Hals hervorragt. Auch

hier entsteht im Archegoniumbauch die Eizelle als gerundeter Protoplasmakörper, frei in der centralen Höhlung des Archegoniumbauches liegend. Auch hier führt ein offener Kanal ins Freie hinaus, aus welchem zur Zeit der Öffnung die verschleimten Kanalzellen ausgestoßen worden sind. Es ist mir nicht bekannt, ob Jemand das Eindringen eines Zoosperms in die Eizelle selbst bei den Equiseten schon gesehen hat; dass es geschieht,

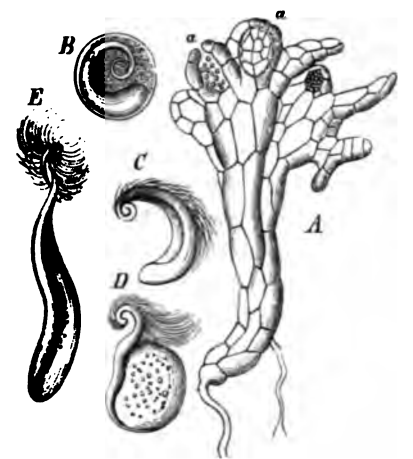


Fig. 425. *A* männliches Prothallium mit den ersten Antheridien *a* von *Equisetum arvense* nach HOFMEISTER (200); *B*—*E* Zoospermien von Equisetum Telmateja nach SCHACHT.

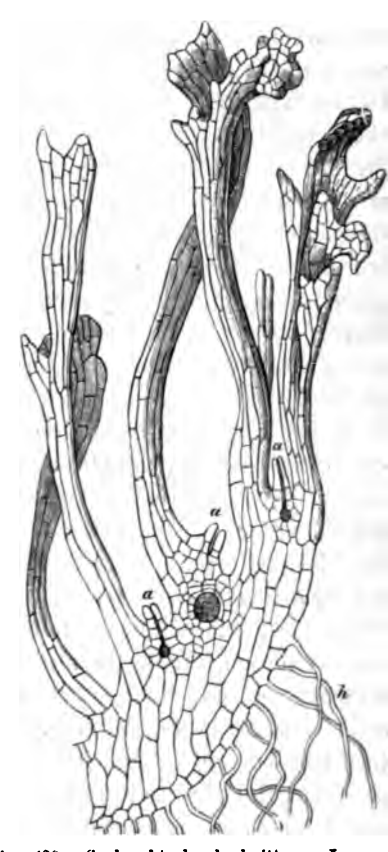


Fig. 426. Senkrecht durchschnittener Lappen eines starken weiblichen Prothalliums von *Equisetum arvense* nach HOFMEISTER; bei *a a a* zwei fehlgeschlagene und ein befruchtetes Archegonium; *h* Wurzelhaare (Vergr. ungef. 60).

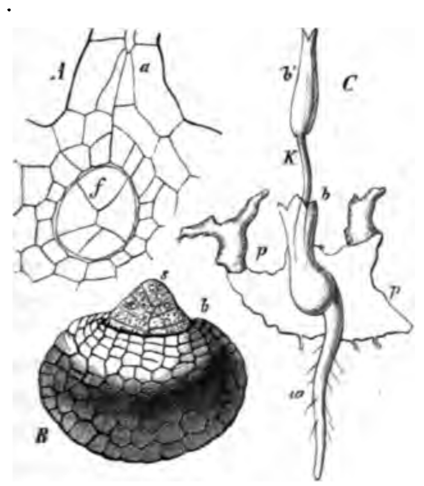


Fig. 427. Entwicklung des Embryos von *Equisetum arvense* nach HOFMEISTER; *A* senkrecht durchschnittenes Archegonium *a* mit dem Embryo *f* (200); *B* weiter entwickelter, frei präparirter Embryo; *b* erste Blattanlage, *s* Scheitel des ersten Sprosses (200); *C* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliumlappens *pp* mit einem jungen Schachtelhalm, dessen erste Wurzel *w*, dessen Blattscheiden *b b* sind; 10mal vergr.

kann nicht zweifelhaft sein, denn bei den Farnen und ihren Verwandten ist es wiederholt und verschiedenen guten Beobachtern gelungen, den Befruchtungsakt direkt zu sehen.

Nach der Befruchtung schließt sich, wie bei allen Archegonien, der Kanal: die nunmehr mit einer neuen Zellstoffhaut umgebene Eizelle und der aus ihr entstandene Embryo sind also im Gewebe der Mutterpflanze vollständig eingeschlossen. Während der Embryo selbst langsam unter begleitenden Zelltheilungen heranwächst, nimmt auch das ihn umhüllende Gewebe an Umfang zu, wobei auch in ihm Zelltheilungen erfolgen. In welcher Art nicht nur bei den Equiseten, sondern auch bei den Farnen die heranwachsende Eizelle oder, was eigentlich dasselbe ist, der ganze Embryo zuerst durch drei auf einander rechtwinklig stehende Wände in sogenannte Oktanten zerfällt, die dann weiter durch anti- und perikline Zellwände getheilt werden, wie auf diese Weise endlich eine tetraëdrische Scheitelzelle für die erste Wurzel, eine ebensolche für den jungen Spross entsteht und wie die allererste Anlage des Blattes stattfindet, wurde schon bei anderer Gelegenheit pag. 533 Fig. 283 angedeutet und es mag hier sogleich erwähnt werden, dass sich auf jenes Schema die Embryobildung der Gefäßkryptogamen überhaupt, wenn auch mit gelegentlichen Abweichungen, zurückführen lässt. Es liegt jedoch ganz abseits von dem hier verfolgten Ziel, näher auf diese embryologischen Verhältnisse einzugehen. Was uns zunächst interessirt, wird durch Fig. 427 hinreichend klargestellt. Man sieht in *A* den Hals des Archegoniums *a* und bei *f* den jungen Embryo; bei *B* einen etwas weiter entwickelten, der hier jedoch nur den Sprosstheil erkennen lässt, dessen Vegetationspunkt bei *s*, dessen erstes noch sehr junges Scheidenblatt bei *b* in Form eines ringförmigen Walles zu erkennen ist. In *C* ist der junge Schachtelhalm bereits weiter herangewachsen, sein Spross *K* trägt bereits zwei Blattscheiden *b b'* und abwärts hat sich die erste Wurzel *w* gebildet; noch steckt aber die Basis des Pflänzchens (und dies ist hier die eigentliche Keimpflanze) im Gewebe des Prothalliums *p p*, von welchem es zunächst noch ernährt wird. Wenn der ganze Schachtelhalm selbst erstarkt, verschwindet das Prothallium; die Keimpflanze bleibt aber im ersten Jahre ziemlich schwächlich, erzeugt jedoch aus ihren unteren Blattscheiden einige Seitensprosse, welche abwärts in die Erde eindringen, um das Wachsthum im nächsten Jahre fortzusetzen, denn die direkt aus dem Embryo entstehende Keimpflanze selbst geht im Herbst zu Grunde.

Bei den Farnkräutern und Lycopodien wiederholen sich alle wesentlichen Momente der Fortpflanzung, die wir bei den Equiseten soeben kennen gelernt haben, so dass eine ausführliche Darstellung überflüssig scheint. Nur um einige Anhaltspunkte darzubieten, will ich kurz erwähnen, dass bei unseren einheimischen bekannteren und bei sehr vielen anderen Farnkräutern die Sporangien auf der Unterseite gewöhnlicher großer Laubblätter oder an metamorphosirten Theilen derselben (wie bei dem Königsfarn Osmunda regalis) entstehen, meist in ungeheuer großer Zahl bei sehr unbeträchtlicher Größe; es sind gestielte Kapseln, welche dem unbewaffneten Auge als winzig kleine Körnchen erscheinen. Säet man die aus den von

selbst aufgesprungenen Sporangien ausgefallenen, sehr dauerhaften Farnsporen aus, so keimen sie nach längerer Zeit und erzeugen im normalen gewöhnlichen Fall ein Prothallium, welches ungefähr die Gestalt eines herz-

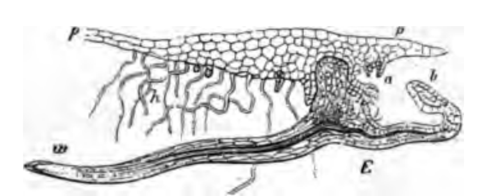


Fig. 428. Adianthum Capillus Veneris, senkrechter Längsschnitt durch das Prothallium *pp* und das junge Farnkraut *E*; *h* Wurzelhaare, *a* Archegonien des Prothalliums, *b* das erste Blatt, *w* die erste Wurzel des Embryo (etwa 10mal vergr.).

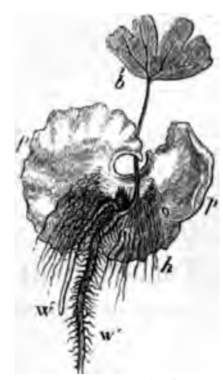


Fig. 429. Adianthum Capillus Veneris. Das von unten gesehene Prothallium *p p* mit dem an ihm festsitzenden jungen Farnkraut, dessen erstes Blatt *b*, dessen erste und zweite Wurzel *w' w''*; *h* Wurzelhaare des Prothalliums (etwa 10mal vergr.).

förmigen Blättchens besitzt, 0,5—1,5 Cm. lang und breit wird, auf der Unterseite Antheridien und Archegonien bildet, aus deren befruchteter Eizelle das neue Farnkraut entsteht; den wichtigsten hier in Betracht kommenden Punkt wird unsere Fig. 428 und 429 in der Hauptsache erläutern.

XLII. Vorlesung.

Fortsetzung: Die Organe der Fortpflanzung.

Die heterosporen Gefäßkryptogamen; Gymnospermen, Angiospermen.

Es gab in früheren geologischen Epochen Schachtelhalme mit zweierlei Sporen; die betreffenden Arten sind aber ausgestorben; dagegen haben wir noch jetzt zwei kleine, unter sich sehr verschiedene Familien von Farnkräutern, die man trotz ihrer großen Verschiedenheit gewöhnlich unter dem sinnlosen Namen Rhizokarpeen zusammenzufassen pflegt, die Salvinien und Marsilien, bei denen zweierlei Sporen von ganz verschiedener Art gebildet werden, und ganz dieselbe Eigenthümlichkeit kehrt noch einmal bei der dritten großen Abtheilung der Gefäßkryptogamen, nämlich bei den Lycopodiaceen (Dichotomen) wieder. Auch hier sind es zwei verschiedene Familien, die Selaginellen und die Isoëten, bei denen zweierlei Sporen erzeugt werden. Ich kann die Bemerkung hier nicht unterdrücken, dass es mit den Ansichten DARWIN's wenig harmonirt, wenn wir in drei sehr verschiedenen Klassen des Pflanzenreiches mit sonst gleichartigen Sporen, eine so hochwichtige Erscheinung, wie es die Erzeugung von zweierlei Sporen mit ihren Consequenzen ist, wiederkehren sehen. Sicherlich kann so etwas nicht durch die natürliche Auswahl im Kampf ums Dasein erklärt werden. Doch dies nur nebenbei.

Die Betrachtung einiger Fälle mit zweierlei Sporenbildung kann ich hier dem Leser schon deshalb nicht erlassen, weil erst dadurch eine lohnende, tiefere Einsicht in die Fortpflanzung der Coniferen (Gymnospermen) und sogar der eigentlichen Blüthenpflanzen zu erreichen ist. Es gehört zu den großartigsten Ergebnissen auf dem Gebiet der Entwicklungsgeschichte, dass es HOFMEISTER im Jahre 1851 gelang, die Thatsache zu beweisen, dass die Samenbildung der phanerogamen Pflanzen im Grunde wesentlich nichts Anderes darstellt, als die Vorgänge bei der Keimung der großen Sporen derjenigen Kryptogamen, welche zweierlei Sporen besitzen. Bis dahin schien es ja, als ob zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Kryptogamen und Phanerogamen eine tiefe, nicht zu überspringende Kluft läge;

HOFMEISTER aber zeigte vor 31 Jahren, dass diese Kluft nicht existirt, dass sie von denjenigen Kryptogamenformen, welche zweierlei Sporen bilden, längst ausgefüllt ist, oder mit anderen Worten, gewisse Formen der phanerogamen Pflanzen, zumal die Gymnospermen (Cycadeen, Coniferen), schließen sich in ihrer Samenbildung gewissen heterosporen Kryptogamen so nahe an, dass wir diese Pflanzen gegenwärtig geradeso gut zu den Kryptogamen wie zu den Phanerogamen rechnen dürfen. Diese Entdeckung hat ein ganz neues Licht über den inneren Zusammenhang des ganzen Pflanzenreiches verbreitet.

Bei der in Fig. 392 pag. 856 schon abgebildeten Marsilia entspringen aus den Stielen der Laubblätter gestielte Früchte ungefähr von der Gestalt einer Bohne. Im Innern derselben entsteht eine große Anzahl von zartwandigen Sporangien, welche anfangs insofern gleichartig unter sich sind, als in jedem derselben eine größere Zahl von Mutterzellen sich bildet, die ihrerseits in je vier Tochterzellen sich theilen, wie es bei der Sporenbildung aller Muscineen und Gefäßkryptogamen und bei der Pollenbildung der Phanerogamen allgemein geschieht. Allein von jetzt ab tritt ein Unterschied ein: in einer Anzahl der Sporangien kommen sämmtliche durch Viertheilung angelegte Sporen zu voller Entwicklung; sie bleiben jedoch klein und werden deshalb Mikrosporen genannt. — In den anderen Sporangien derselben Frucht kommt dagegen von allen bereits angelegten Sporenzellen nur eine einzige zu voller Entwicklung; diese eine aber wächst so stark heran, dass sie den Raum des Sporangiums ausfüllt, es ist die Makrospore.

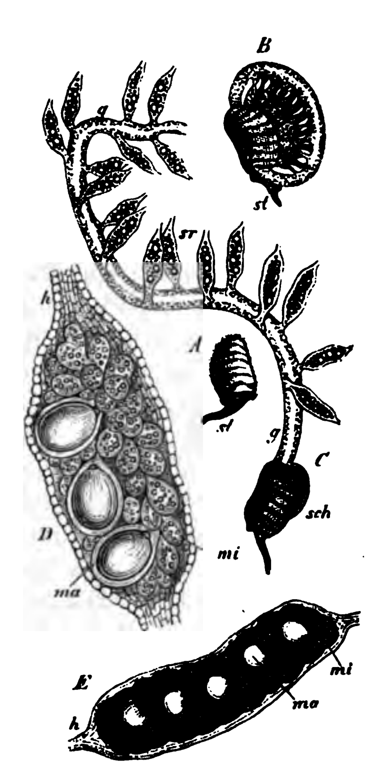


Fig. 430. Marsilia salvatrix; *A* eine Frucht in natürl. Gr.; *st* der obere Theil ihres Stiels; *B* eine im Wasser aufgesprungene Frucht lässt den Gallertring hervortreten; *C* der Gallertring *g* ist zerrissen und ausgestreckt, *sr* die Sorusfächer, *sch* Fruchtschale; *D* ein Säckchen (Fach) mit seinem Sorus aus einer unreifen Frucht; *E* ein solches aus einer reifen Frucht; *mi* Mikrosporangien, *ma* Makrosporangien.

In Wasser liegend platzt die Sporenfrucht der Marsilia und durch einen sehr merkwürdigen Mechanismus werden die Makro- und Mikrosporangien aus der Fruchtschale herausgezogen (Fig. 430), worauf sofort die weitere Entwicklung von beiderlei Sporen beginnt.

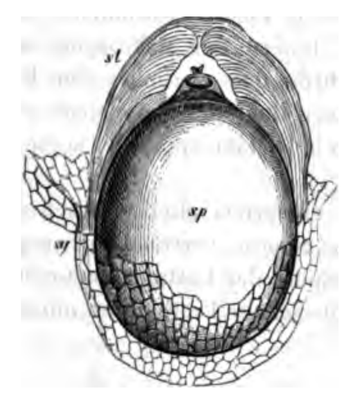
Der Inhalt der Mikrosporen zerfällt durch successive Zweitheilung in 16 oder 32 kleine runde Zellen; in jeder derselben entsteht ein Zoosperm,

welches die Gestalt eines Korkziehers mit vielen Windungen besitzt. Sobald die Zoospermien fertig ausgebildet sind, öffnet sich die äußere harte Schale der Mikrospore, eine innere dünne Haut derselben quillt als Blase hervor und enthält zuletzt die Zoospermien, die nun durch Verflüssigung der Blase frei ins Wasser treten, in welchem sie mit ihren Schraubenwindungen drehend sich vorwärts bohren, wobei sie, wie in vielen anderen Fällen, ein ihrem Hinterende anhaftendes Bläschen mitschleppen (Fig. 431.).

In dem schmäleren Ende der sehr großen, mit Stärkekörnern angefüllten, mit einer sehr dicken, festen Haut umgebenen Makrospore entsteht unter dem Scheitel die erste Anlage des Prothalliums durch Ansammlung und bald erfolgende Theilung einer Protoplasmamasse. Diese, das Prothallium, wird also im Innern der Spore angelegt, von dem übrigen weit größeren Sporenraum ist es durch eine Querwand, das Diaphragma, abgetrennt. Nun öffnet sich aber der Scheitel der Spore und indem sich das Diaphragma aus der Öffnung wie eine Blase herauswölbt, wird das junge Prothallium aus dem Sporenraum hinausgeschoben; dabei kommt es in den unteren Theil des sogenannten Trichters, der von einer durchsichtigen, weichen Gallertmasse gebildet wird, die dem vorderen Theil der Makrospore aufsitzt; ein trichterartiger Kanal, den diese Gallerte freilässt, führt zu dem Prothallium hin. Dies letztere ist jedoch im Verhältniss zu der sehr großen Makrospore recht klein und seinem ganzen Zellenbau nach kann es eigentlich als ein einziges Archegonium aufgefasst werden.

Hat man in einem Glas mit Wasser eine Marsilienfrucht sich öffnen lassen, so kann man nach 10—15 Stunden bei geeigneter Temperatur die beschriebenen Entwicklungszustände der Makro- und Mikrosporen vorfinden; das Wasser wimmelt von Tausenden der rasch beweglichen Zoospermien, von denen sich nunmehr Hunderte in der Trichteröffnung der Makrospore zusammendrängen, während andere direkt durch die weiche Gallerte sich einbohren; einzelne gelangen bis zu der im Bauch des Archegoniums liegenden nackten Eizelle, aus welcher sich nun binnen 2 Tagen ein Embryo wie in Fig. 432 entwickelt, der bereits das erste Blatt *b*, die Scheitelzelle der Sprossaxe *s*, die Hauptwurzel *w* und den sogenannten Fuß *f* besitzt. Mittels dieses Fußes *f* klammert sich die Keimpflanze an die vorgewölbte Blase der Makropore *c* an, um sich von der letzteren ernähren zu lassen; das Gesammtbild dieser Keimungsgeschichte erinnert lebhaft an die Entwicklung eines Fisches, der an seinem Bauch noch die Dott[illegible] trägt. Wie bei den Moosen und Farnen wächst aber auch [illegible] gonium noch längere Zeit mit fort und erscheint in [illegible] den Embryo umgebende, aus zwei Zellen[illegible] welcher sogar noch der Halstheil des Ar[illegible] ist; aus dem unteren Theil des Arche[illegible] zahlreiche lange Wurzelschläuch[illegible]

Gebilde am Grunde des Wassers festklammert; denn zu den ersten Sorgen jeder Keimpflanze gehört, dass sie einen festen Stand gewinne, um eine bestimmte Richtung der Außenwelt gegenüber festhalten zu können.



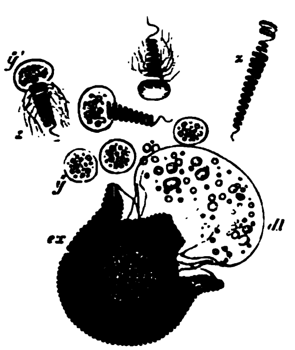


Fig. 431. *Marsilia salvatrix*; die obere Figur: Makrospore *sp* mit ihrer Schleimhülle *sl* und der im Trichter derselben emporragenden Scheitelpapille, in dieser ein breiter gelblicher Tropfen; *sg* die zerrissene Wand des Makrosporangiums (Vergrößerung etwa 30 mal). — Untere Figur: geplatzte Mikrospore nach Entleerung der Zoospermien; *ex* das Episporium; *dl* das ausgetretene Endosporium, Körnchen enthaltend; *z z* die schraubigen Körper der Zoospermien, *y y* deren Blasen mit Stärkekörnchen. Die Gallerthülle der Mikrospore ist nicht mehr vorhanden, ihr Exosporium zeigt nicht die hier fälschlicher Weise angedeutete Anordnung der Protuberanzen (550).

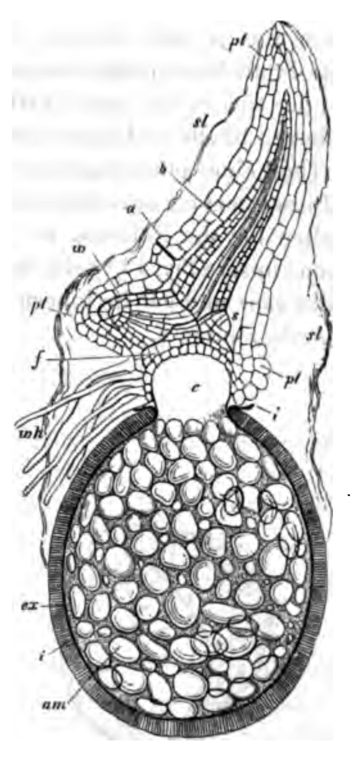


Fig. 432. Marsilia salvatrix, Längsdurchschnitt der Spore, des Prothalliums und des Embryos, ungefähr 60 mal vergr.: *am* Stärkekörner der Spore, *i* innere Sporenhaut, oben lappig zerrissen, *ex* das aus Prismen bestehende Episporium; *c* der Raum unter dem hinaufgewölbten Diaphragma, auf welchem die Basalschicht des Prothalliums sitzt; *pt* das Prothallium, *wh* dessen Wurzelhaare; *a* das Archegonium; *f* der Fuß des Embryos, *w* dessen Wurzel, *s* dessen Stammscheitel, *b* dessen erstes Blatt, durch welches das Prothallium ausgedehnt wird; *sl* die Schleimhülle der Sporen, welche anfangs den Trichter über der Papille bildet und noch jetzt das Prothallium umhüllt; 50 Stunden nach der Aussaat der Sporenfrucht.

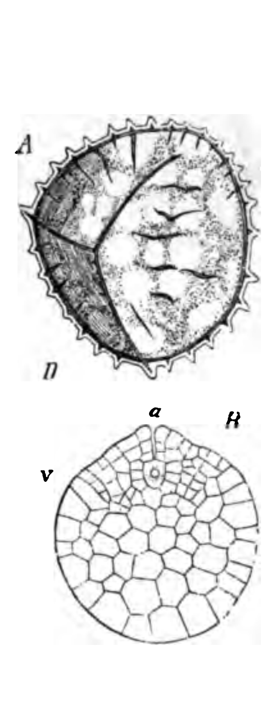
Schließlich sei bemerkt, dass in unserer Fig. 432 auch noch die erwähnte Gallertmasse *sl* zu sehen ist, wie sie den ganzen Keimungsapparat umhüllt.

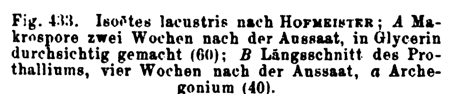
Wenn schließlich der ganze Nahrungsvorrath der Makrospore aufgezehrt ist, die junge Pflanze einige Wurzeln und Blätter erzeugt hat, wird sie von diesen ihre Entstehung vorbereitenden Theilen frei und bildet sich wieder zu einer Jahre lang fortlebenden Pflanze heran.

Hier haben wir einen ersten Schritt in den Übergang von der Keimung

einer Spore zu der Bildung eines Samenkorns. Die beiden Theile: Prothallium und Keim repräsentiren, wie man sieht, die beiden Wechselgenerationen, welche wir bei den Equiseten und gewöhnlichen Farnen völlig getrennt, jedes als selbstständig lebende Pflanze vorfanden. Wir könnten uns ja auch denken, dass das im Innern der Makrospore angelegte Prothallium nicht hinausgeschoben würde, dass es sammt dem Embryo, der sich in ihm entwickelt, in der dicken Haut der Makrospore eingeschlossen bliebe und dann wäre unsere gekeimte Makrospore der wesentliche Theil eines phanerogamen Samenkorns.

Dieser soeben angedeuteten Vorstellung entspricht aber wirklich das Verhalten bei der Keimung der mit zweierlei Sporen versehenen Lycopodiaceen; unsere Fig. 433 zeigt in *A* die Makrospore der Gattung Isoëtes und in *B* das ganz und gar im Innern derselben entwickelte Prothallium mit seinem Archegonium *a*.




Fig. 433. Isoëtes lacustris nach HOFMEISTER; *A* Makrospore zwei Wochen nach der Aussaat, in Glycerin durchsichtig gemacht (60); *B* Längsschnitt des Prothalliums, vier Wochen nach der Aussaat, *a* Archegonium (40).

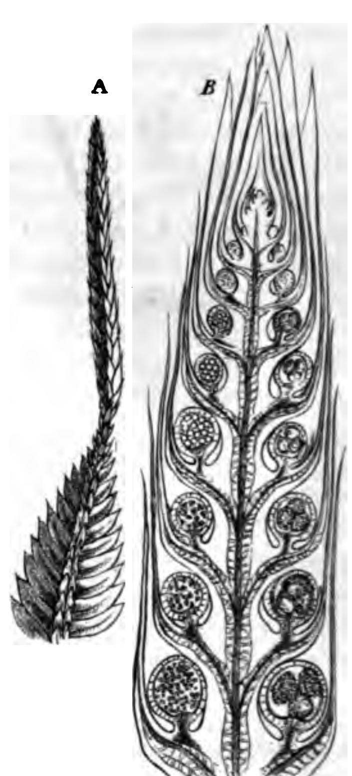


Fig. 434. Selaginella inaequalifolia: *A* fertiler Zweig (2/1), *B* Gipfel desselben im Längsschnitt, links Mikro-, rechts Makrosporangien tragend.

Deutlicher treten jedoch die Verhältnisse bei der Keimung der Gattung Selaginella hervor. Die Sporangien derselben entstehen in den Blattaxeln

an den Enden der Laubsprosse. Fig. 434 *A* zeigt den fruchtbaren Spross einer Selaginella von außen betrachtet, in *B* denselben im Längsschnitt. Man erkennt sofort die in den Blattaxeln stehenden Sporangien und bemerkt, dass die auf der rechten Seite nur vier (sichtbar sind nur drei) große Sporen enthalten, während die Sporangien auf der linken Seite zahlreiche Mikrosporen beherbergen. Säet man die Makrosporen und ebenso die Mikrosporen gesondert auf günstigen, feuchten Boden aus, so entwickeln sich beide zwar, es tritt dann später aber keine Befruchtung ein: die nicht befruchteten Makrosporen erzeugen zwar ihre Prothallien mit Archegonien, in diesen aber entsteht kein Embryo. Diese Thatsache, die man bei den verschiedensten Kryptogamen constatiren kann, ist insofern von großem Werth, als es nicht immer gelingt, den Eintritt der Zoospermien in die Eizelle direkt zu beobachten; das Unterbleiben der Befruchtung und Embryobildung bei verhindertem Zutritt der Zoospermien ist aber an sich ein ganz sicherer Beweis für die Nothwendigkeit der Vereinigung zum Zweck der Embryobildung.

Die uns allein hier interessirenden Vorgänge der Fortpflanzung wird man rasch aus unserer Fig. 435 begreifen können: in *I* ist eine weitgeöffnete Makrospore dargestellt; aus der Öffnung, welche die sehr dicke äußere Sporenhaut freilässt, ragt das Prothallium *da* hervor, bei *a* ein unbefruchtetes Archegonium tragend; in *II* ist ein junges unbefruchtetes, noch nicht geöffnetes Archegonium zu sehen, in welchem die untere dunkel gezeichnete Zelle das noch unreife Ei, der darüber liegende, zapfenförmige Theil die Kanalzelle darstellt, welche, wenn sich der Hals des Archegoniums öffnet, als Schleim hervortritt. In *III* findet man das Archegonium mit einer befruchteten und bereits durch eine horizontale Wand getheilten Eizelle. Während die Archegonien sich zur Befruchtung vorbereiten, finden in den Mikrosporen *A*—*D* auch die Vorbereitungen zur Bildung der Zoospermien statt, nachdem bei *v* in *D* eine kleine Zelle gewissermaßen abgeschnitten worden ist, die sich an der Spermatozoenbildung nicht betheiligt, treten in den übrigen Zellen, die zusammen gewissermaßen ein reducirtes Antheridium darstellen, noch weitere Zelltheilungen ein, wie zumal in *D* deutlich zu sehen ist; jede dieser kleinen Zellen erzeugt ein Zoosperm von sehr einfacher Form, ähnlich wie bei den Moosen.

Kehren wir nun wieder zu unserer keimenden Makrospore zurück, so ist zu beachten, dass das eigentliche Prothallium durch das Diaphragma *dd* von dem großen Sporenraume abgegrenzt ist; in diesem letzteren aber entsteht ein großzelliges Gewebe, ähnlich wie wir es später im Embryosack der Blüthenpflanzen als sogenanntes Endosperm kennen lernen werden. Die Figur *I* zeigt nun bei *e'* einen jüngeren Embryo, der sich aus einer befruchteten Eizelle gebildet hat, bei *e* einen schon älter gewordenen, der sich mit seinem hier nur grob angedeuteten Sprosstheil in das Endospermgewebe eingebohrt hat, später jedoch aus demselben wieder herauswächst.

Um von hier aus zur Samenbildung der Coniferen zu gelangen, brauchten wir nur anzunehmen, dass die Makrospore sich überhaupt gar nicht öffnet, während in ihrem Innern das Prothallium und Endosperm entsteht und ein oder zwei Embryonen sich ausbilden. Freilich findet bei den Coniferen und überhaupt allen nacktsamigen Pflanzen nicht nur das eben genannte Verhalten wirklich statt, sondern außerdem bleibt auch die Makrospore selbst, in welcher sich diese Vorgänge vollziehen, in dem sehr

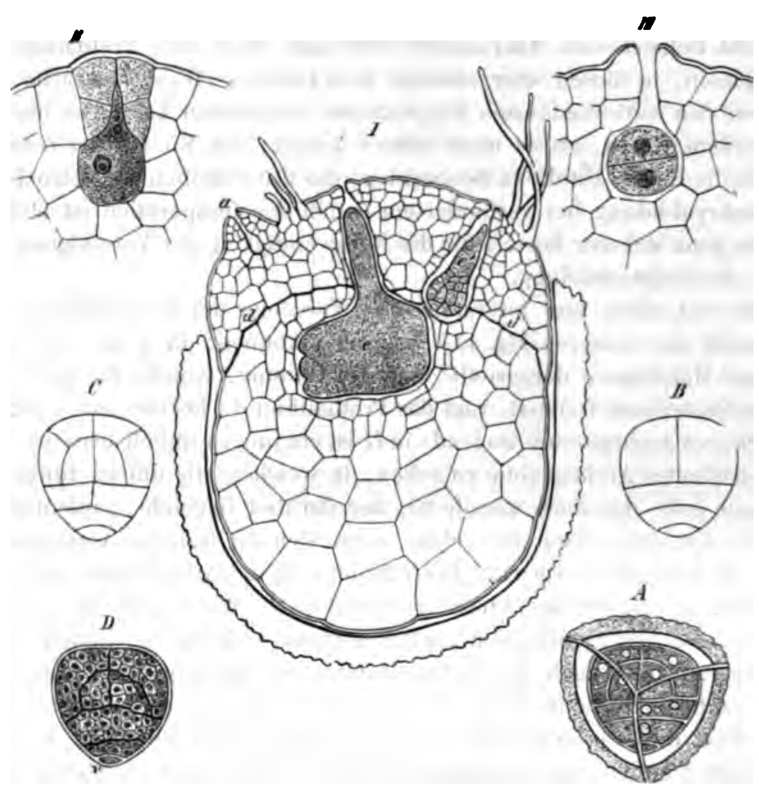


Fig. 435. Keimung von Selaginella nach PFEFFER. *I—III* S. Martensii, *A—D* S. caulescens. — *I* Längsschnitt einer mit Prothallium und Endosperm gefüllten Makrospore (*d* das Diaphragma), in welcher zwei Embryonen *e*, *e'* in Bildung begriffen sind. — *II* ein junges, noch nicht geöffnetes Archegonium; *III* ein Archegonium mit der befruchteten und einmal getheilten Eizelle. — *A* eine die Theilungen des Endospors zeigende Mikrospore, *B*, *C* verschiedene Ansichten dieser Theilungen; *D* die Mutterzellen der Zoospermien im fertigen Antheridium.

massiv ausgebildeten Sporangium liegen, ohne dass irgendwie eine Öffnung vorhanden wäre, durch welche etwa Zoospermien zu den Eizellen vordringen könnten. Hiermit stehen wir aber vor einem Wendepunkt in der Befruchtungsgeschichte: dadurch dass nicht nur bei den nacktsamigen (Coniferen, Cycadeen), sondern auch in noch höherem Grade bei den eigentlichen Blüthenpflanzen die Eizellen völlig in Gewebemassen eingeschlossen bleiben, hört die Möglichkeit ihrer Befruchtung durch bewegliche Zoospermien von selbst auf; der Befruchtungsstoff und nur auf diesen kommt es ja an,

wird auf ganz andere Art in die Eizelle befördert, nämlich dadurch, dass die männlichen Mikrosporen, welche bei den Samenpflanzen als Pollenkörner (oder Blüthenstaub) bezeichnet werden, auf einem Theil des weiblichen Befruchtungsorganes haften und von dort aus einen schlauchförmigen Fortsatz austreiben, der sich seinen Weg durch die das Ei umhüllenden Gewebemassen bahnt und endlich bis an die Eizelle vordringt, um dieser schließlich den männlichen Befruchtungsstoff zu übergeben. Dieser Schlauch wird als **Pollenschlauch** bezeichnet.

Leider ist es unvermeidlich, hier im Voraus noch einige andere Worterklärungen zu geben, denn die Geschichte unserer Wissenschaft hat es so mit sich gebracht, dass gleichartige Organe verschiedener Pflanzenklassen trotz ihrer Gleichartigkeit früher für wesentlich verschieden gehalten und deshalb mit verschiedenen Namen belegt worden sind. Nun wäre es gegenwärtig, wo wir den wahren Zusammenhang der Dinge klar durchschauen, im Interesse der Wissenschaft geboten und möglich, die **Pollenkörner** der Phanerogamen einfach als Mikrosporen, den **Embryosack** einfach als Makrospore zu bezeichnen, um die Übersichtlichkeit herzustellen; trotzdem lässt sich die alte Nomenclatur gegenwärtig noch kaum ganz beseitigen, da sie allzusehr in der Literatur eingebürgert, so dass dem noch Unbewanderten beim Lesen verschiedener Bücher Zweifel über den Sinn der Ausdrücke entstehen könnten.

Ganz unmittelbar, wie schon erwähnt, schließen sich die **nacktsamigen Pflanzen,** die Coniferen, Cycadeen und Gnetaceen, in ihren Fortpflanzungsverhältnissen an die höheren Kryptogamen mit zweierlei Sporen an; doch war es keineswegs leicht dies festzustellen. Vieljährige Untersuchungen haben endlich zu dem Resultat geführt. Man wird sogleich sehen, wenn ich einige Beispiele anführe, dass das Wesentliche und Wichtige nicht gerade auf der Hand liegt.

Mit besonderer Deutlichkeit treten die Befruchtungsverhältnisse bei dem Eibenbaum, unserem Taxus baccata, hervor. Jeder Eibenbaum ist entweder ganz männlich oder ganz weiblich, nur Bäume der letzteren Art bringen also Samen hervor, die man im Herbst von einer prachtvoll rothen, dicken Hülle umgeben findet. Im zeitigen Frühjahr schon blühen männliche und weibliche Bäume; die männlichen Blüthen sitzen auf der Unterseite der horizontalen Seitensprosse des Baumes: es sind kleine Sprösschen, wie *A* in unserer Fig. 436, welche an ihrer unteren Partie zahlreiche kleine Schuppenblättchen tragen, am Gipfel dagegen 8—10 eigenthümlich geformte Gebilde *a*, welche lebhaft an die Sporangienträger der Equiseten erinnern: ein gestieltes Schildchen trägt auf seiner Unterseite 4—5 Säcke, die man ohne Weiteres als Sporangien bezeichnen kann; wenn sie sich öffnen, entlassen sie ihre Mikrosporen, die aber gewöhnlich als Pollen oder Blüthenstaub bezeichnet werden.

An den weiblichen Taxusbäumen findet man im Frühjahr auf der Unterseite horizontaler Äste ebenfalls kleine knospenartige Sprösschen, wie *C* in Fig. 436. Auch hier sind zahlreiche Schuppenblätter *s* vorhanden, vorn aber ragt ein besonderes Gebilde *sk* hervor, es ist das weibliche Befruchtungsorgan: die **Samenknospe,** deshalb so genannt, weil sich nach der Befruchtung aus ihr der embryohaltige Samen bildet; im Grunde ist aber diese Samenknospe, wie noch weiter einleuchten wird, nur ein sehr kräftig entwickeltes Makrosporangium. Es wird gut sein, auch noch den Längsschnitt *D* durch das ganze weibliche Sprösschen näher zu betrachten. Man erblickt hier die Samenknospe am Gipfel des Sprösschens und bemerkt, dass sie aus zwei verschiedenen Gebilden besteht: der ungefähr halbkugelige Körper *kk* ist der sogenannte Kern der Samenknospe, der den wesentlichen Theil darstellt; dies ist das Makrosporangium, in welchem später der sogenannte Embryosack oder die Makrospore entsteht. Der Theil *i* umgiebt den Kern der Samenknospe als eine eng anliegende Hülle aus mehreren Gewebeschichten gebildet, die sich nach vorn in einen Kanal verengt. Diese Hülle wird als **Integument** bezeichnet, der eben erwähnte Kanal in ihr, der also von außen nach dem Kern der Samenknospe hineinführt, ist die **Mikropyle.**

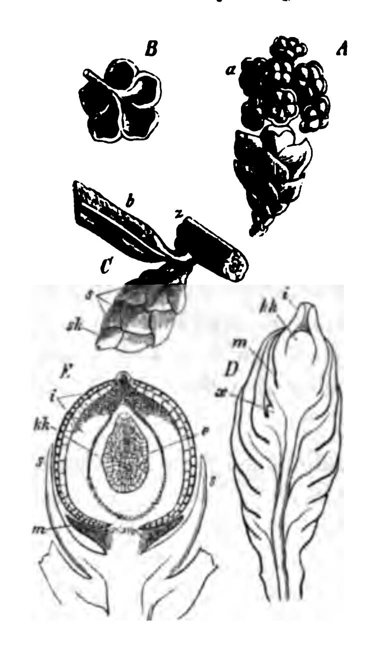


Fig. 436. Taxus baccata. *A* männliche Blüthe (vergrößert), bei *a* die Pollensäcke; *B* ein Staubblatt von unten mit geöffneten Pollensäcken; *C* Stück eines Laubsprosses mit Laubblatt *b*, aus dessen Axel die weibliche Blüthe entspringt; *s* dessen Schuppenhülle, *sk* die terminale Samenknospe; *D* Längsschnitt derselben (vergr.); *i* Integument, *kk* Kern der Samenknospe, bei *x* eine axilläre rudimentäre Samenknospe; *E* Längsschnitt durch eine weiter entwickelte Samenknospe vor der Befruchtung; *i* Integument, *kk* Knospenkern, *e* Endosperm, *m* Arillus, *ss* Hüllblätter.

Zur vorläufigen Orientirung wird es ferner dienen, wenn man noch Fig. 436 *E* mit der vorigen vergleicht. Hier ist die Samenknospe in einem weiter vorgeschrittenen Zustand dargestellt: *i* nunmehr mit geschlossener Mikropyle und viel massiver als früher ist wieder das Integument, welches den Kern der Samenknospe *kk* allseitig fest umhüllt. Innerhalb der letzteren findet man jetzt den Theil *e*, es ist der mit Endosperm erfüllte Embryosack oder, wie wir auch sagen können, die mit dem Prothallium ausgefüllte Makrospore; in diesem Körper entsteht in Folge der Befruchtung die junge Pflanze, der Keim oder Embryo. — Nebenbei bemerkt ist es der mit *m* bezeichnete in Form eines Ringwulstes die Basis der Samenknospe umgebende

Theil, der im Herbst die ganze Samenknospe oder besser das nunmehr vorhandene Samenkorn in Form einer rothen, saftigen Hülle umgiebt.

Ich habe bei dieser Betrachtung einstweilen noch keine Rücksicht auf die Befruchtung selbst genommen, sondern nur die Organcomplexe, welche dabei mitwirken, bezeichnen wollen; ebenso wird es, wie ich glaube, zweckmäßig sein, wenn man vor der Darstellung der Befruchtungsvorgänge selbst das Resultat der Befruchtung ins Auge fasst. Dieses Resultat ist aber die Ausbildung der Samenknospe zum keimfähigen Samenkorn, dessen Theile man im Voraus kennen muss, wenn man eine genügende Einsicht in ihre Entstehung und Bedeutung gewinnen will. Dies kann nun mit Hilfe unserer Fig. 437 erreicht werden. Sie stellt die Keimungsvorgänge der italienischen Pinie dar, mit der übrigens die anderen Coniferen wesentlich übereinstimmen. *I* ist der längsdurchschnittene Samen, bestehend aus drei Theilen: *s* ist die harte und dicke Samenschale, sie ist nach der Befruchtung aus dem Integument der Samenknospe entstanden; *e* ist das sogenannte Endosperm oder das weitergebildete Prothallium; man muss sich hinzudenken, dass der schwarze Contour, welcher die Samenschale vom Endosperm trennt, die Haut der Makrospore, oder was dasselbe ist, des Embryosackes darstellt. Endlich haben wir in der Mitte des Endoperms liegend die junge Keimpflanze: bei *w* die Wurzelanlage derselben, bei *c* einen Kreis von Blättern, die man nach einer gänzlich verunglückten Idee der alten Botaniker noch jetzt als Cotyledonen zu bezeichnen pflegt; auch dies ist ein

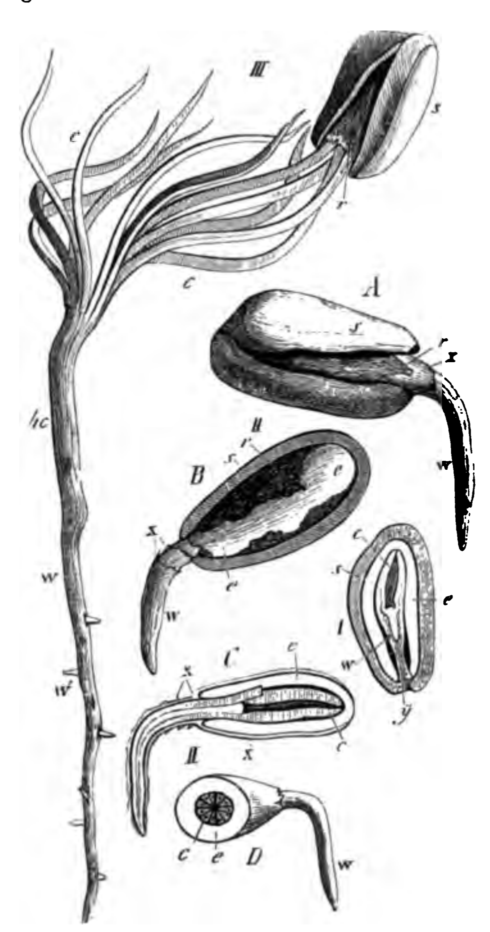


Fig. 437. *Pinus Pinea: I* medianer Längsschnitt des Samens, bei *y* dessen Mikropylenende; *II* beginnende Keimung, Austritt der Wurzel; *III* Ende der Keimung, nach Aussaugung des Endosperms (der Same lag zu seicht im Boden und wurde deshalb von den Cotyledonen bei Streckung des Stammes mit emporgehoben). — *A* zeigt die gesprengte Samenschale *s*, *B* zeigt das Endosperm *e* nach Wegnahme der einen Schalenhälfte, *C* Längsschnitt des Endosperms und Keims, *D* Querschnitt desselben bei beginnender Keimung. — *c* die Cotyledonen, *w* die Hauptwurzel, *x* der von dieser ausgestülpte Embryosack (bei *B x* zerrissen); *hc* hypocotyles Glied der Axe, *w'* Nebenwurzel; *r* rothe Haut innerhalb der harten Samenschale.

gänzlich sinnloses Wort, was aber leider jetzt kaum aus der wissenschaftlichen Sprache ausgemerzt werden kann; ungezwungen lässt es sich durch das Wort: Keimblätter ersetzen. Geradezu geschmacklos ist es aber, von Keimlappen zu reden.

Die übrigen Darstellungen in unserer Fig. 437, über welche die Figurenerklärung weitere Auskunft giebt, zeigen, wie das im Samenkorn enthaltene Keimpflänzchen, der Embryo, sich nunmehr weiter entwickelt, wie zuerst die Wurzel w, dann die primäre Sprossaxe x sich streckt, aus dem Samen heraus in die Erde eintritt, während die Keimblätter c noch in dem Endosperm eingeschlossen bleiben, um die dort angehäuften Nahrungsstoffe aufzusaugen; erst wenn dies stattgefunden hat, wenn das ausgesogene Endosperm zu einer Haut zusammengezogen ist, streckt sich der Keimstengel aufwärts, wobei die Keimblätter aus den Samenhüllen hervorgezogen werden.

Es bedarf nach diesen vorläufigen Erklärungen kaum noch des besonderen Hinweises, wie groß der Unterschied zwischen der Fortpflanzung durch gewöhnliche Sporen einerseits und durch Samenkörner andererseits ist. Dort trennen sich von der Mutterpflanze vereinzelte Zellen, eben die Sporen, und das neue Pflanzenleben beginnt sozusagen ganz von vorn. Hier bei den Samenpflanzen trennen sich von der Mutterpflanze die Samenkörner ab, allerdings auch, um ein neues Pflanzenleben einzuleiten, allein die junge Pflanze ist schon da, sie besteht in den meisten Fällen schon aus den ersten rudimentären Organen: einem Keimspross und einer Keimwurzel, und diese Organe sind aus zahllosen kleinen Zellen zusammengesetzt, in denen bereits die Gewebesysteme zu erkennen sind. Die junge Pflanze, welche im Samenkorn liegt, wird schon zu der Zeit, wo das Samenkorn selbst noch einen Theil der Mutterpflanze darstellt, angelegt und von dieser soweit ernährt, dass später bei der Keimung des Samens zunächst eine bloße Vergrößerung der Keimpflanze nöthig ist. Man kann daher die Samenpflanzen in diesem Sinne mit den lebendig gebärenden Thieren vergleichen. Dagegen würde ein Vergleich der Kryptogamen oder Sporenpflanzen mit den eierlegenden Thieren doch allzusehr hinken, denn die Sporen sind eben keine Eier; nur in den niedrigsten Regionen des Pflanzenreiches, vor Allem bei den Fucaceen und in einigen wenigen anderen Fällen geschieht es, dass Eier sich von der Mutterpflanze abtrennen.

Nach diesen Vorbereitungen können wir nunmehr zur Betrachtung der Befruchtungsvorgänge selbst übergehen. Es handelt sich hier jedoch um so viele in einander eingeschaltete Organe, dass es kaum möglich ist, an einem der Natur unmittelbar entnommenen Bilde alle Theile in ihren gegenseitigen Beziehungen klar zu überschauen. Im Interesse des Lesers ziehe ich es daher vor, das Wesentlichste an einer schematischen Darstellung zu erklären.

Fig. 438 ist ein Längsschnitt durch die ganze Samenknospe einer gymnospermen Pflanze und zwar *a* das Integument und bei *k* die Mikropyle, die bei den Gymnospermen zur Zeit, wo die Pollenkörner oder Mikrosporen ihr Befruchtungsgeschäft beginnen sollen, verhältnissmäßig weit geöffnet ist. Auch wird häufig um diese Zeit ein Tropfen Flüssigkeit ausgeschieden, der aus der Mikropyle hervorquillt; die vom Wind herbeigetragenen Pollenkörner bleiben an demselben kleben und wenn dann die Flüssigkeit wieder

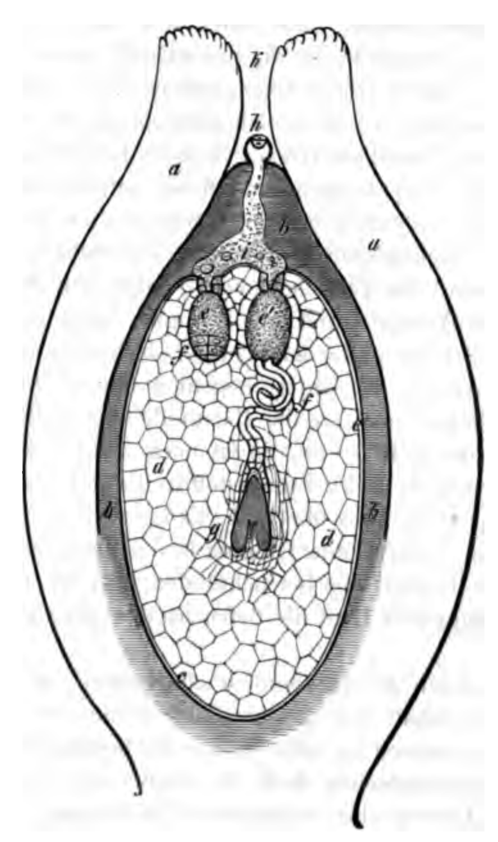


Fig. 438. Schematischer Längsschnitt durch die Samenknospe einer Gymnosperme.

eingesogen wird, so wandern auch mit ihr die Pollenkörner bis auf die Warze des Kerns der Samenknospe *b b*; in *h* bemerkt man ein solches Pollenkorn. Dieser Vorgang, nämlich die Übertragung der Pollenkörner auf das weibliche Organ, den man bei den Phanerogamen als die **Bestäubung** bezeichnet, findet bei vielen Gymnospermen schon zu einer Zeit statt, wo innerhalb der Samenknospe die eigentlichen Befruchtungsorgane noch gar nicht angelegt sind und bei den Kiefern vergeht sogar ein volles Jahr, bis der bereits in der geschlossenen Mikropyle enthaltene Pollen seinen Befruchtungsschlauch zu den Archegonien hintreibt.

Der Embryosack oder die Makrospore entsteht bei den Gymnospermen tief im Innern des Kerns der Samenknospe und wächst langsam zu beträchtlicher Größe heran: bei den sehr großsamigen Cycadeen kann er 2 Ctm. und mehr lang, 1,5 Ctm. und mehr breit werden. Er füllt sich mit einem saftigen Zellgewebe, dem Endosperm *d d*, in welchem meist erst nach längerer Zeit, zuweilen erst dann, wenn der Same schon beinahe reif zu sein scheint, die Archegonien *e e'* sich bilden; diese Archegonien sind verhältnissmäßig sehr einfach gebaut, dabei aber von sehr beträchtlicher Größe, bei den großsamigen Cycadeen ist die Centralzelle nicht selten 3—5 Mm. lang und 2—3 Mm. breit; der Archegoniumhals ist bei den verschiedenen Formen der Gymnospermen sehr verschieden construirt, es kann aber niemals zweifelhaft sein, dass diese Organe in jeder Beziehung als Archegonien im Sinne der höheren Kryptogamen und Moose aufzufassen sind.

Wenn endlich gewöhnlich erst nach Monaten das Prothallium (Endosperm) mit seinen Archegonien hinreichend ausgebildet ist, so kann die Befruchtung erfolgen: der Pollenschlauch *i* bohrt sich durch das Gewebe des Kerns der Samenknospe *b* und legt sich mit seinem vorderen Ende entweder als dünner Schlauch oder häufiger als ein breiter Sack an diejenige Stelle des Embryosackes, wo die Archegonien liegen. Ausstülpungen des Pollenschlauches bohren sich in die Halstheile der Archegonien ein und dringen bis zur Centralzelle *e* vor. Es ist noch nicht bekannt, in welcher Weise nun der männliche Befruchtungsstoff in die mit der Eimasse gefüllte Centralzelle des Archegoniums übertritt. Es ist nicht sicher festgestellt, ob etwa eine wirkliche äußerst feine Öffnung in der Haut des Pollenschlauches den unmittelbaren Eintritt des befruchtenden Plasmas gestattet, oder ob bei geschlossen bleibender Haut die Befruchtungssubstanz als echte Lösung hinüberdiffundirt.

Es ist für unseren Zweck ziemlich gleichgültig, ob man den ganzen protoplasmatischen Inhalt der großen Centralzelle des Archegoniums als den Eikörper zu betrachten hat oder ob nur ein bestimmter Theil desselben diese Bedeutung beanspruchen darf. Es genügt uns zu wissen, dass im unteren Theil der Centralzelle *e* nunmehr Zelltheilungen stattfinden, durch welche 2—3 Etagen von je 4 kreuzweise neben einander liegenden Zellen wie bei *f* gebildet werden. Dies ist aber eigentlich noch nicht die Anlage des Embryos; vielmehr wachsen diese anfangs sehr kurzen, scheibenförmigen Zellen zu langen Schläuchen aus wie bei *f'*, die sich in das Endospermgewebe einbohren und dabei sich krümmen und verschlingen. Die am Ende der Schläuche sitzenden, bisher wenig gewachsenen Zellen, welche im Archegonium vorher die vom Hals abgewendete Basalregion bei *f* einnahmen und durch die Schlauchbildung aus dem Archegonium hinausgestoßen worden sind, erzeugen später den Embryo *g*, der nun unter beständiger Zelltheilung weiterwächst und schließlich die übrigen Theile bei Seite drängend den mittleren Raum des Endosperms einnimmt. Zu den

vielen Sonderbarkeiten bei der Samenbildung der Gymnospermen gehört auch die, dass in vielen Fällen die Befruchtung zwar stattfindet, sogar die volle Samenreife eintritt und die Samenkörner abfallen, ohne dass der Embryo sich weiter ausgebildet hätte. Ich beobachtete diese merkwürdige Thatsache im Herbst 1868 an den pflaumenähnlichen Samen der aus Japan stammenden Gingko biloba. Als ich im Oktober die reifen, abgefallenen Samen öffnete, fand sich anscheinend keine Spur eines Embryos in denselben, ich hielt sie deshalb für unbefruchtet. Als ich aber nach 2—3 Monaten die bei Seite gelegten Samen wieder untersuchte, fand sich in jedem derselben ein großer, schön ausgebildeter Embryo und die Samen erwiesen sich sämmtlich keimfähig. STRASBURGER hat diese Thatsache in seinem großen Werk über die Gymnospermen genauer untersucht und gegenwärtig wissen wir, dass auch die Cycadeen sich so verhalten.

Die reifgewordenen Samen der Gymnospermen, zumal derjenigen der Cycadeen und der genannten Gingko biloba, haben oft wenig Ähnlichkeit mit dem, was man sonst Samen bei den Phanerogamen nennt, die der letztgenannten Pflanze sind im reifen Zustand wie kleine gelbe Pflaumen oder große Kirschen; das Integument der Samenknospe hat sich nämlich in eine dicke pulpöse Masse umgewandelt, welche einen Steinkern ähnlich wie bei einer Pflaume umschließt, in welch letzterem das Endosperm eingeschlossen ist und ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Cycadeen; bei Cycas revoluta erreichen die Samen das Volumen mittelgroßer Äpfel; bei den meisten Coniferen jedoch verwandelt sich das Integument in eine harte Samenschale und die Samenkörner gleichen auch sonst denen der anderen Phanerogamen.

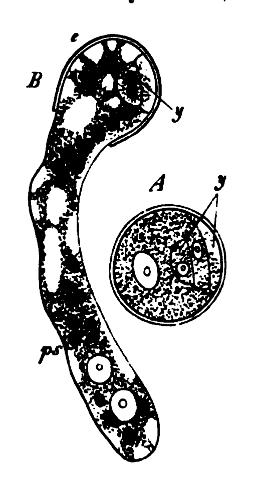


Fig. 439. *A* ein Pollenkorn (Mikrospore) von Ceratozamia longifolia, einer Cycadee. — *B* Austreiben des Pollenschlauches *ps* aus der geöffneten äußeren Pollenhaut (Exine). — Bei *y* die sterilen Zellen (nach JURANYI).

Noch ist eine Bemerkung über die Pollenkörner der Gymnospermen nachzutragen. Dass dieselben ihrer Entwicklungsgeschichte und ihrer Funktion nach und auch durch ihre Entstehung in Behältern, welche ohne Weiteres sich als Sporangien darstellen, als Mikrosporen zu betrachten sind; wurde schon erwähnt; eine weitere Ähnlichkeit mit den letzteren liegt aber auch darin, dass im Innern eines jeden Pollenkorns die Bildung eines kleinen zelligen Körpers stattfindet, der an die sterilen Zellen im Innern der Mikrosporen von Isoëtes und Selaginella erinnert; Fig. 439 zeigt bei *y* das fragliche Gebilde, was freilich nicht bei allen Gymnospermen so kräftig ausgebildet ist. Neben diesem Gebilde bleibt nun im Pollenkorn oder in der Mikrospore noch ein größerer Raum übrig,

der allein bei der Bildung des Pollenschlauches sich betheiligt, wie aus Fig. 439 *B* zu ersehen ist; dieser Theil des Pollenkorns, der die befruchtende Substanz enthält, entspricht dem Antheridium der Mikrosporen, wie man sie bei der Rhizocarpee Salvinia beobachtet, während der kleine Zellkörper *y* als der letzte Überrest eines reducirten Prothalliums betrachtet werden kann.

Mit den monocotylen und dicotylen Pflanzen, unter denen sich die höchstorganisirten des Gewächsreiches befinden und welche abgesehen von den Coniferen im Grunde das darstellen, was der Nichtbotaniker gewöhnlich unter dem Worte »Pflanzen« sich zu denken pflegt, stimmen die zuletzt betrachteten Gymnospermen betreffs der Fortpflanzung darin überein, dass sie Samenknospen erzeugen, welche von den Mikrosporen oder Pollenkörnern durch einen Pollenschlauch befruchtet werden und dann zu einem embryohaltigen Samenkorn sich entwickeln. Man kann daher alle diese Pflanzen als Samenpflanzen den Kryptogamen als Sporenpflanzen gegenüberstellen.

Dagegen erscheint aber der Befruchtungsapparat der meisten **mono- und dicotylen** Pflanzen äußerlich sehr auffallend verschieden von dem der Gymnospermen. Das was man gewöhnlich eine Blüthe nennt, ist eben der Befruchtungsapparat dieser Pflanzen, die man daher den Gymnospermen als Blüthenpflanzen im engeren Sinn des Wortes gegenüberstellen darf, wobei freilich auch hier wieder daran zu errinnern ist, dass alle derartigen Unterscheidungen nur dann passen, wenn man die typischen Formen der beiden Fälle einander gegenüberstellt. Es bedarf nur einer etwas weiteren Fassung des Begriffes Blüthe, um auch einen Tannenzapfen oder auch den sehr unscheinbaren Befruchtungsapparat des Wachholders als Blüthe zu bezeichnen. Freilich ist der Unterschied zwischen der Blüthe einer Lilie oder einer Rose von der einer Tanne oder Kiefer oder anderer Gymnospermen sehr groß, aber zwischen beiden liegen auch ganz äußerlich betrachtet unzählige Abstufungen der Blüthenbildung, die uns zeigen, dass der Unterschied kein principieller, sondern nur ein gradueller ist. Was zumal die großen, schönen Blüthen der eigentlichen Blüthenpflanzen von denen der Gymnospermen auffallend unterscheidet, ist die Blüthenhülle, die sehr häufig eine doppelte ist und dann als Kelch und Blumenkrone bezeichnet wird; auch die prachtvollsten Blüthen, dieser Hüllen entkleidet, so dass nur die eigentlichen Befruchtungsorgane übrig bleiben, zeigen nichts mehr von dem großen, gewaltigen Abstand, den ich vorhin andeutete und zunächst haben wir es hier nur mit diesen eigentlichen Befruchtungsorganen zu thun, obwohl ich in der nächsten Vorlesung noch zeigen werde, dass die Blüthenhüllen für die Einleitung der Befruchtung, für die Bestäubung, keineswegs überflüssig, in zahlreichen Fällen sogar unentbehrlich sind.

Bei der Betrachtung des Befruchtungsapparates einer Blüthe, wie ich sie hier im Sinne habe, fällt vor Allem das auf, dass ganz gewöhnlich beider-

lei Befruchtungsorgane, die männlichen und weiblichen, in einer Blüthe vereinigt sind, also ganz dicht am Vegetationspunkt derselben neben einander entstehen oder mit anderen Worten: die meisten Blüthen sind hermaphrodit, während die blüthenähnlichen Gebilde aller Gymnospermen immer nur männliche oder weibliche Organe enthalten und zwar finden sich beiderlei Blüthen auf demselben Baum oder auf verschiedene Bäume derselben Art vertheilt. Diese beiden Fälle dikliner Blüthenbildung sind zwar auch bei den Blüthenpflanzen, den Mono- und Dicotylen, durchaus nicht selten, die kürbisartigen Pflanzen z. B. haben männliche und weibliche Blüthen auf demselben Laubspross, der Hanf und Hopfen trägt dagegen auf einer Pflanze immer nur männliche oder nur weibliche Blüthen; allein die herrschende Regel liegt im Hermaphroditismus der Blüthen — eine Thatsache, die physiologisch deshalb von Gewicht ist, weil durch sie eine lange Reihe der merkwürdigsten Einrichtungen für die Bestäubung hervorgerufen wird, auf die ich jedoch erst später zurückkomme.

Auch die beiderlei Befruchtungsorgane als solche sind von denen der Gymnospermen erheblich verschieden: während die männlichen Sporen oder Pollenkörner der Gymnospermen in Behältern entstehen, die ohne Weiteres mit den Sporangien der Kryptogamen übereinstimmen, ganz besonders auch darin, dass sie auf Blättern sich bilden, die von gewöhnlichen Laubblättern sich oft nur wenig unterscheiden, finden wir dagegen die männlichen Befruchtungsorgane der eigentlichen Blüthenpflanzen, die Staubgefäße, gewöhnlich in Formen ausgeprägt, die ihre wahre morphologische Natur nicht leicht errathen lassen. Ganz gewöhnlich besteht ein Staubgefäß aus einem stielförmigen Träger (dem Filament), welcher oben die sogenannte **Anthere** trägt; diese besteht in der Hauptsache aus vier paarweise verbundenen, zuweilen nur aus zwei Säcken, in denen die Pollenkörner oder Mikrosporen entstehen. Diese Säcke sind den Sporangien, speciell den Mikrosporangien der Kryptogamen und Gymnospermen gleichzuachten, aber erst eine weitere Untersuchung und Überlegung zeigt, dass das Filament und der die Pollensäcke einer Anthere vereinigende Theil (das Connektiv) als ein metamorphosirtes Blatt zu betrachten ist.

Noch wichtiger als diese Eigenthümlichkeiten des männlichen Befruchtungsorganes ist der Bau des weiblichen. Hier treffen wir auf einen durchgreifenden Unterschied der eigentlichen Blüthenpflanzen gegenüber den Gymnospermen. Bei diesen letzteren entstehen die Samenknospen an den Rändern oder auf den Flächen blattartiger Organe und zwar so, dass sie entweder ganz frei zu Tage liegen wie bei Cycas revoluta und Gingko biloba oder doch so, dass sie zwischen den nahe gestellten Blättern eben nur verborgen sind; wenigstens zur Zeit der Bestäubung steht die Mikropyle aller Gymnospermen in offener Communication mit der Atmosphäre. Doch pflegen bei den meisten Coniferen die bestäubten Samenknospen später von umhüllenden Blättern so vollständig eingeschlossen zu werden, dass

jede Communication mit der Außenwelt aufhört, wie bei den Tannen- und Kiefernzapfen oder so dass selbst kapselartige Fruchtkörper entstehen, wie bei Thuja und anderen Cupressineen. — Ganz anders bei den Blüthenpflanzen. Hier entstehen die jungen Samenknospen gleich von vornherein in der Höhlung eines besonderen Behälters, der sie (seltene Ausnahmen abgerechnet) von der Atmosphäre vollständig abschließt, — eines Behälters, in welchem sie später auch erst von den Pollenschläuchen aufgesucht werden müssen; dementsprechend können auch die Pollenkörner nicht, wie bei den Gymnospermen, direkt in die Mikropyle der Samenknospen gelangen, sie werden vielmehr auf einen besonderen Theil des Behälters übertragen, um von dort aus ihre Schläuche den Samenknospen zuzusenden. Dieser Behälter führt den Namen **Fruchtknoten** (Eierstock, Germen); er ist es ganz vorwiegend, durch den sich der weibliche Fortpflanzungsapparat der Blüthenpflanzen von dem der Gymnospermen unterscheidet. Da nun das griechische Wort: Ἀγγεῖον einen Behälter bedeutet, hier also den Fruchtknoten, so pflegt man die Blüthenpflanzen, die Monocotylen und Dicotylen, unter dem Namen der Angiospermen zusammenzufassen und den Gymnospermen oder Nacktsamigen gegenüberzustellen.

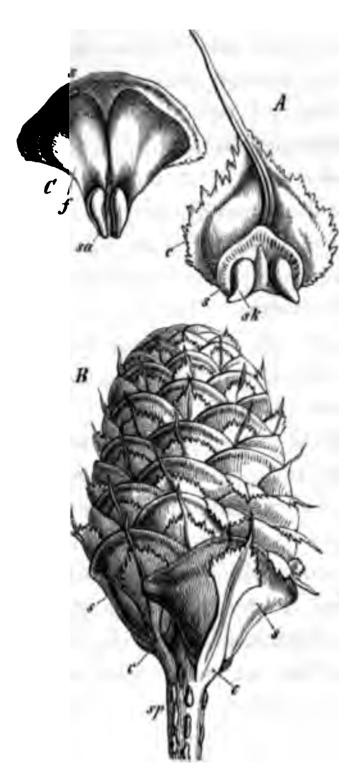


Fig. 440. Tannenzapfen von Abies pectinata (nach SCHACHT); *A* ein von der weiblichen Blüthenaxe abgelöstes Blatt von oben gesehen, mit der samentragenden Schuppe *s*, an dieser die Samenknospen *sk* (vergr.); *B* oberer Theil der weiblichen Blüthe (des Zapfens) im ausgewachsenen Zustande; *sp* Spindel des Zapfens (Blüthenaxe), *c* Blätter derselben, *s* die sehr vergrößerten samentragenden Schuppen. — *C* eine reife samentragende Schuppe *s* mit den beiden Samen *sa* und ihren Flügeln *f* (verkleinert).

Nach diesen für manchen meiner Leser wohl nicht ganz überflüssigen terminologischen Erklärungen können wir nun denjenigen Momenten nähertreten, die uns hier im Grunde allein interessiren; auch ist es für den hier verfolgten Zweck nicht einmal nöthig, die beiden Klassen der Angiospermen gesondert zu betrachten. Ich wähle daher ein ganz beliebiges Beispiel, die Blüthe einer unserer schönsten Monocotylen, der Blumenbinse (Butomus umbellatus) zur vorläufigen Demonstration der Befruchtungsorgane. Eine Blüthe in natürlicher Größe ist in unserer Fig. 441 *A* dargestellt; in *B* sind Blüthenhülle und die neun Staubgefäße weggeschnitten und der ganze weibliche Befruchtungsapparat aus 6 einzelnen getrennten Fruchtknoten bestehend wenig vergrößert dargestellt. Jeder Fruchtknoten trägt oben

einen schmäleren Fortsatz, den sog. Griffel, der seinerseits am oberen Ende eine Haarbürste *n* trägt, die **Narbe,** welche den Zweck hat, die Pollenkörner aus den geöffneten Antheren, die ihr zugetragen worden sind, festzuhalten, damit sie dort keimen und ihre Pollenschläuche zunächst in das Gewebe des Griffels und dann in die Höhlung des Fruchtknotens treiben können.

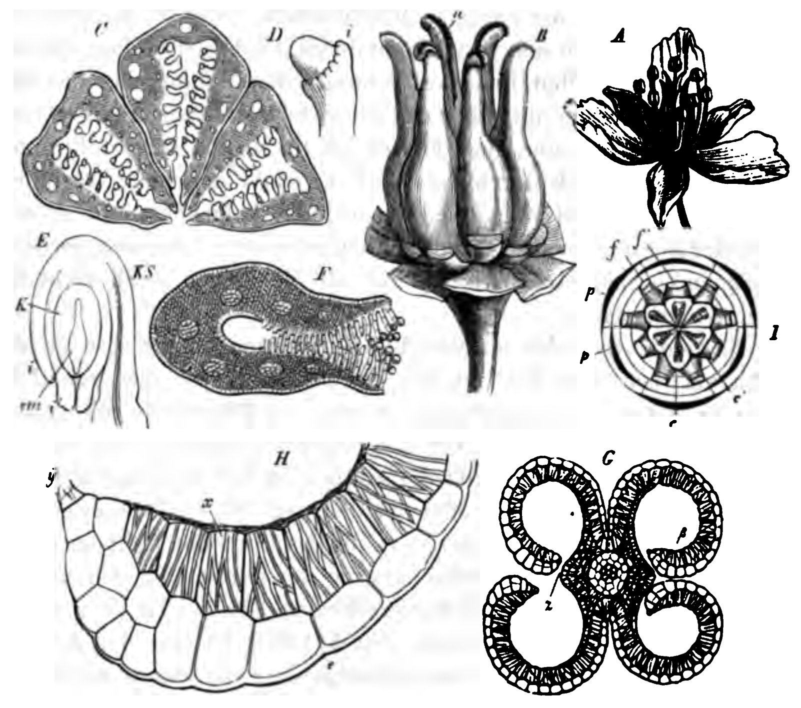


Fig. 441. *Butomus umbellatus:* *A* Blüthe in natürl. Größe. — *B* die Fruchtknoten nach Wegnahme des Perigons und der Staubblätter vergr.; *n* die Narben. — *C* Querschnitt durch drei der monomeren Fruchtknoten, jedes Carpell auf der Innenseite mit zahlreichen Samenknospen besetzt. — *D* eine junge Samenknospe, *E* eine solche unmittelbar vor der Befruchtung; *i i* die Integumente, *K* Knospenkern, *KS* die Raphe, *em* der Embryosack. — *F* Querschnitt durch den Narbentheil eines Carpells, stärker vergr.; an den Narbenhaaren hängen Pollenkörner. — *G* Querschnitt einer Anthere; sie ist vierfächerig, die Ablösung der Klappen *β* bei *z* findet aber so statt, dass sie dann zweifächerig erscheint. — *H* Theil einer Klappe der Anthere (entsprechend *β* in *G*); *y* die Stelle, wo sie sich vom Connektiv abgelöst hat, *e* die Epidermis, *x* die fibröse Zellschicht (Endothecium). — *I* das Diagramm der ganzen Blüthe; das Perigon *p p* besteht aus zwei alternirenden dreigliedrigen Wirteln, das Androeceum ebenfalls, die Staubblätter des äußeren Wirtels sind aber verdoppelt (*f*), die des inneren *f'* einfach und dicker. Auch das Gynaeceum besteht aus zwei dreizähligen Quirlen, einem äußeren *c* und einem inneren *c'*. Es sind also sechs alternirende dreigliedrige Wirtel mit Verdoppelung der Glieder im ersten Staubblattwirtel vorhanden.

Es ist bei dem Butomus leichter als bei vielen anderen Pflanzen zu erkennen, dass der Fruchtknoten sammt seinem Griffel und der Narbe im Grunde ein mit seinen Rändern der Länge nach zusammengeschlagenes Blatt darstellt, wie Fig. 441 *C*, welche drei Fruchtknoten im Querschnitt darstellt, sofort erkennen lässt. In anderen Fällen ist das freilich nicht so leicht, doch bieten die Bohnenfrüchte, die Hülsen der Erbsen, des Blasenstrauches (Colutea), der Pfingstrose (Paeonia) leicht zu beobachtende ähnliche Fälle dar. Etwas schwieriger ist die blattartige Natur des Fruchtknotens dann zu entziffern, wenn, wie es sogar der gewöhnlichste Fall ist,

2, 3 oder mehr Fruchtblätter (Carpelle) unter sich verwachsen und so einen einfächerigen, zwei- oder mehrfächerigen Fruchtknoten darstellen. Man denke die drei in *C* dargestellten Fruchtblätter unter sich und mit den drei fehlenden mit ihren nach innen geschlagenen Rändern nach innen verwachsen, so hat man einen sechsfächerigen Fruchtknoten, aus 6 Fruchtblättern bestehend. Bei der enormen Mannigfaltigkeit der Blüthenpflanzen, deren zahlreiche Familien sich vorwiegend durch ihre Fruchtbildung charakterisiren und unterscheiden, bedarf es kaum der Erwähnung, dass das über den Fruchtknoten Gesagte nur über das Allerwichtigste einigermaßen Auskunft geben kann; das eine aber möchte ich für den Nichtbotaniker noch bemerken, dass man sich durch das Wort: Fruchtknoten nicht irreführen lasse: er ist kurz gesagt, die junge Frucht oder umgekehrt, die spätere Frucht ist der herangewachsene und reif gewordene Fruchtknoten, geradeso wie die Samenknospen nichts weiter sind, als die jungen, noch nicht befruchteten Samenkörner.

Die Samenknospen der meisten Blüthenpflanzen entspringen an den unter sich verwachsenen Rändern der Fruchtblätter, wie man zumal bei halbreifen Früchten des Blasenstrauches und der Pfingstrose mit größter Deutlichkeit wahrnehmen kann. Nur in selteneren Fällen, wie bei unserem Butomus Fig. 441 *C*, entstehen die Samenknospen auf der ganzen Innenfläche des Fruchtblattes und zuweilen wie auf pag. 565 Fig. 303 zu ersehen ist, erscheint eine Samenknospe geradezu als das Ende der Blüthenaxe.

In der Hauptsache ist die Samenknospe der Blüthenpflanzen von der der Gymnospermen nicht wesentlich verschieden, obwohl sie in manchen Äußerlichkeiten gewöhnlich abweicht. Fig. 441 *E* stellt eine der gewöhnlichsten Formen, eine »anatrope« Samenknospe dar: auf einem stielartigen Träger *KS* sitzt der Kern der Samenknospe *K* umgeben von zwei Integumenten *i* und *i'* und zwar so, dass die Mikropyle neben die Basis des Stiels zu liegen kommt; doch giebt es auch andere Formen: gerade oder orthotrope Samenknospen wie in Fig. 303 pag. 565. Auch sind nicht immer zwei Integumente, sondern oft (zumal bei vielen Dicotylen) nur eines vorhanden. Der Embryosack, und darin liegt ein wichtiger Unterschied gegenüber den Gymnospermen, pflegt schon vor der Befruchtung bis an die Mikropyle heranzuwachsen, (*e m* in *E*); ja es sind die Fälle nicht selten, (Pedicularis und andere Scrophularineen, auch Santalum), wo das vordere Ende des Embryosackes aus dem Knospenkern herauswächst, sich in die Mikropyle eindrängt oder sogar noch aus dieser herausquillt. Doch nehme ich hier von derartigen Besonderheiten weiter keine Notiz.

Ein sehr wichtiger Unterschied der angiospermen Blüthenpflanzen von den Gymnospermen tritt hervor, wenn man die Vorgänge im Embryosack vor der Befruchtung in Betracht zieht: hier entsteht kein Prothallium mit Archegonien, wenn man nicht etwa als ein Rudiment desselben drei Zellen betrachten will, die sehr häufig im hinteren basalen Ende des Embryo-

sackes bei *u* in Fig. 442 auftreten und den wunderlichen Namen Antipoden (nämlich der Eizelle) führen. Geht man von der Betrachtung der Verhältnisse im Embryosack der Gymnospermen aus, so erscheint der eigentliche Befruchtungsapparat der Angiospermen innerhalb des Embryosackes gewissermaßen als ein bloßer Überrest, der nur das Allernothwendigste, für

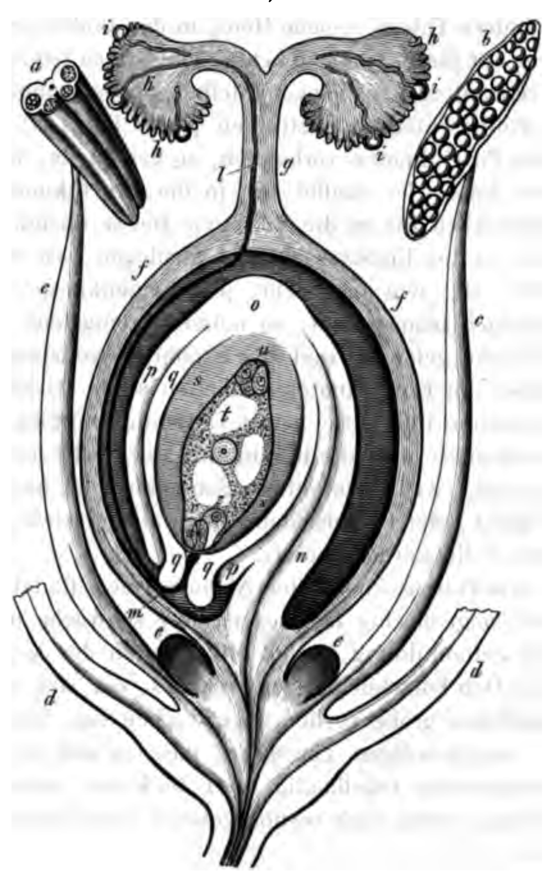


Fig. 442. Schema einer sehr einfach gebauten Blüthe im Längsdurchschnitt gesehen; *a* Querdurchschnitt einer Anthere vor ihrem Aufspringen; *b* eine der Länge nach aufgesprungene Anthere mit Pollen; *c* Filament; *d* Basis der Blüthenhülle; *e* Nektarien; *f* Wand des Fruchtknotens; *g* Griffel desselben; *h* Narbe; *i* keimende Pollenkörner; *k*, *l*, *m* ein Pollenschlauch bis in die Mikropyle vorgedrungen; *n* Stiel der Samenknospe; *o* Basis derselben; *p* äußeres, *q* inneres Integument; *s* der Kern der Samenknospe; *t* der Raum des Embryosackes; *u* Basaltheil desselben mit den Antipoden; *v* die Synergiden; *z* Eizelle.

die Befruchtung Unentbehrlichste noch darbietet: im vorderen, der Mikropyle zugekehrten Ende des Embryosackes entstehen nämlich vor der Befruchtung mit seltenen Ausnahmen drei hautlose Zellen dicht neben einander; eine derselben, in Fig. 442 die mit *z* bezeichnete, ist die Eizelle, aus welcher sich nach der Befruchtung der Embryo bildet; die beiden anderen (bei *v*), welche den eigentlichen Scheitel des Embryosackes ausfüllen, wurden von STRASBURGER als Synergiden (Gehilfinnen) bezeichnet. STRASBURGER, dem wir die genauere Kenntniss der Vorgänge im Embryosack verdanken,

nimmt nämlich an, dass es diese Synergiden sind, welche den Befruchtungsstoff aus dem Pollenschlauch zunächst aufnehmen, um ihn dann der Eizelle zu übergeben.

Während sich im Embryosack diese Dinge vorbereiten, öffnen sich die Pollensäcke der Staubgefäße; durch den Wind, viel häufiger aber durch Insekten oder andere Thiere, welche Honig in den Blüthen suchen, werden die Pollenkörner auf die nunmehr feuchte, meist auch papillöse Oberfläche der Narbe übertragen, wo sie hängen bleiben und gewöhnlich in wenigen Stunden ihre Pollenschläuche austreiben (vgl. *i* Fig. 443). Ist nur eine Samenknospe im Fruchtknoten vorhanden, so genügt es, wenn einer der Pollenschläuche durch den Griffel bis in die Fruchtknotenhöhle hinabwächst, um schließlich bis in die Mikropyle bei *m* einzudringen und sich mit seinem Ende an den Embryosack dort anzulegen, wo er direkt auf die Synergiden trifft. Da, wie man sieht, jede Samenknospe für ihre Eizelle einen Pollenschlauch beansprucht, so müssen wenigstens soviele Pollenkörner auf die Narbe gelangen und ihre Schläuche vollständig entwickeln, als Samenknospen im Fruchtknoten enthalten sind. Nicht selten enthält aber ein Fruchtknoten Hunderte, selbst Tausende von Samenknospen und dementsprechend muss auch die Bestäubung der Narbe mit Pollenkörnern eine ausgiebige sein, wenn sämmtliche Samenknospen befruchtet werden sollen und da nicht jeder Pollenschlauch sein Ziel erreicht, ist sogar eine größere Zahl von Pollenkörnern nöthig.

Auch in den Pollenkörnern der Angiospermen findet sich noch ein letzter Überrest, man möchte fast sagen, eine schwache undeutliche Erinnerung an die Zellenbildung in den Mikrosporen der Kryptogamen und Gymnospermen. Den Forschungen STRASBURGER's, der sich auf dem Gebiet der Befruchtungslehre große Verdienste erworben hat, verdankt man die Kenntniss der merkwürdigen Thatsache, dass in den reifen Pollenkörnern der Angiospermen regelmäßig zwei Zellkerne enthalten sind und dass zuweilen sogar, wenn auch vorübergehend, eine Theilung des Inhaltes angedeutet wird.

Die Pollenkörner der Angiospermen sind von sehr verschiedener Form und Größe. Eine meist dicke, cuticularisirte äußere Haut, die sogenannte Exine, lässt gewöhnlich schon im Voraus die Stelle erkennen, an welcher der Pollenschlauch oder die Pollenschläuche später austreten sollen. Wie bei der Keimung der Sporen überhaupt ist es nämlich die zweite, aus Cellulose bestehende Haut des Pollenkorns, die sogenannte Intine, welche auswachsend die Pollenschläuche erzeugt. Die Stellen, an welchen dies stattfinden wird, sind an der Exine, wie gesagt, vorgezeichnet und zuweilen wie bei den Cucurbitaceen sind kreisrund ausgeschnittene Stücke der Exine wie Deckel in Öffnungen eingesetzt, welche von den austreibenden Pollenschläuchen, wie in unserer Fig. 443, einfach bei Seite gestoßen werden. Die Pollenschläuche haben nun ihren Weg durch das Gewebe der

Narbe und des Griffels bis in die Fruchtknotenhöhle sich zu bahnen; innerhalb der letzteren treffen sie entweder sofort auf die Mikropyle der Samenknospe, was jedoch nur selten geschieht, oder sie müssen, wie gewöhnlich, an der Fruchtknotenwandung hinwachsen, um bis an die Mikropyle zu gelangen; zu diesem Zweck sind nicht selten die einzuschlagenden Wege durch besondere Organisationsverhältnisse an der Fruchtknotenwand vorgezeichnet. Die Pollenschläuche der Angiospermen sind meistens sehr dünn, ihre Wandung relativ dick, sie können daher im Gewebe des Griffels leicht übersehen werden und ihr befruchtendes, in die Mikropyle eingedrungenes Ende aufzufinden, gehört immer schon zu den schwierigen Aufgaben der Mikroskopie. Zuweilen ist der Weg, den die Pollenschläuche von der Narbe bis zur Mikropyle zu durchlaufen haben, von sehr beträchtlicher Länge, bei dem türkischen Weizen z. B. von 20—40 Ctm. und bei vielen anderen langgriffllichen Blüthen 3—10 Ctm.

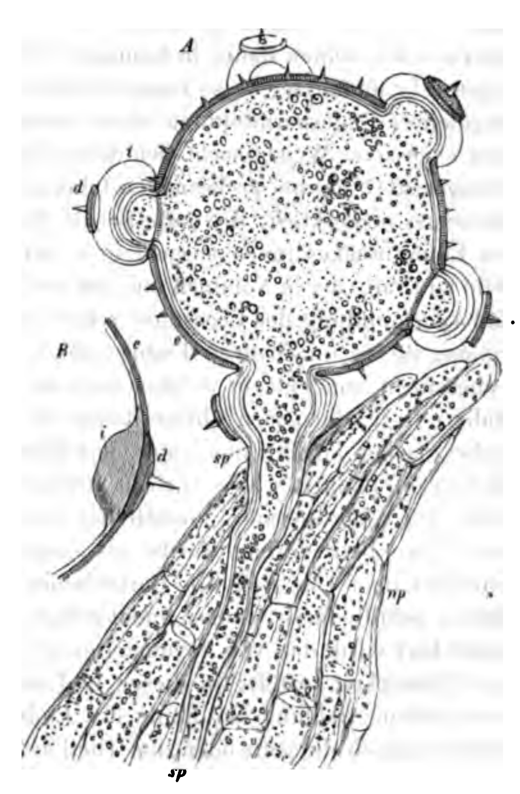


Fig. 443. *A* ein auf dem Narbenlappen *np* keimendes Pollenkorn im Durchschnitt gesehen; die äußere Pollenhaut *e* (Exine) hat eine Anzahl von runden Löchern, welche mit den Deckeln *d* geschlossen sind; die innere Pollenhaut *i*, unterhalb der Deckel sehr dick, quillt aus den Löchern hervor und stößt dabei die Deckel beiseite; einer dieser ausquellenden Wülste der Intine wächst bei *sp* als Pollenschlauch in das Narbengewebe. — *B* ein Stück der Pollenhaut: *i* die Intine, *e* die Exine, *d* ein Deckel.

Die Wirkung der Befruchtung macht sich in zwei Momenten zunächst und vorwiegend geltend, in der Ausbildung der Eizelle zum Embryo und in der Anlage des Endosperms. —

Durch rasch wiederholte Zweitheilungen des Kerns des Embryosackes, wie Strasburger gezeigt hat, entstehen in kurzer Zeit meist sehr zahlreiche Zellkörper, welche in regelmäßigen, gegenseitigen Abständen sich in dem wandständigen Protoplasma des Embryosackes vertheilen; um jeden dieser Kerne sammelt sich wie um ein Anziehungscentrum ein Theil des Protoplasmas; an den Grenzen dieser Portionen entstehen dünne Zellstoffwände (vgl. pag. 126 Fig. 106) und so bildet sich eine erste der Wand des Embryo-

sackes anliegende Gewebeschicht, die äußere Lage des Endosperms; indem die Zellen derselben nach dem Inneren des Embryosackes hinwachsen und parallel zur Wandung desselben Quertheilungen erfahren, wird nach und nach der Raum des Embryosackes mit Zellgewebe ausgefüllt. Ist der Embryosack sehr eng, sogar schlauchförmig, wie es nicht selten vorkommt, dann erscheint die Endospermbildung in ihm so, als ob eine Anzahl von Querwänden seinen Raum in Kammern abtheilte; ist der Embryosack dagegen sehr umfangreich, so kann es vorkommen, dass die an seiner Wand eingeleitete Endospermbildung nicht einmal den ganzen Raum ausfüllt; in ganz excessiver Weise macht sich dieses Verhalten, was aber auch sonst in geringerem Grade bei großsamigen Pflanzen nicht selten vorkommt, bei der Cocosnuss bemerklich: die harte Schale der Cocosnuss wird von der Wand des Embryosackes innen ausgekleidet; wir haben es also hier mit einer Zelle zu thun, deren Volumen auf 500 und mehr Cubikctm. anwächst. Die Endospermbildung der Cocosnuss schreitet aber nur soweit fort, dass am Umfang dieses ungeheuren Embryosackes eine 4—5 Millimtr. dicke Gewebeschicht entsteht, in welcher auch der verhältnissmäßig winzig kleine Embryo liegt; der ganze übrige Raum ist von dem wässerigen Zellsaft des Embryosackes erfüllt, der unter dem Namen Cocosmilch bekannt ist und als Getränk benutzt wird. Auch in vielen anderen Fällen sind die Embryosäcke der Angiospermen unmittelbar nach der Befruchtung und später durch ihre beträchtliche Größe als einzelne Zellen ausgezeichnet: zerschneidet man eine halbreife Gartenbohne, so erscheint sie wie eine mit Wasser gefüllte Blase; ebenso findet man bei der Wallnuss, bevor die Nussschale hart wird, den von ihr umgebenen umfangreichen Raum mit wässeriger Flüssigkeit erfüllt: in diesen und zahlreichen anderen Fällen ist die beschriebene Höhlung der Raum des Embryosackes, der sich später mit Endospermgewebe ganz oder zum Theil anfüllt.

Das Endosperm der Blüthenpflanzen unterscheidet sich von dem der Gymnospermen, wie aus dem Mitgetheilten von selbst einleuchtet, dadurch. dass es erst nach der Befruchtung entsteht; es gleicht jenem aber darin. dass es sich, wenn die Samenknospe zum Samenkorn heranreift, mit Assimilationsprodukten, mit Eiweißstoffen und Stärke oder Fett anfüllt, wobei nicht selten die anfangs äußerst zarten Zellwände des Endosperms ein enormes Dickenwachsthum erfahren, so dass der Endospermkörper zuletzt eine sehr harte, dicke Masse darstellt; so ist es z. B. bei dem Kaffee, denn die sogenannte Kaffeebohne, wie sie in den Handel kommt, ist das hornige, harte Endosperm; ebenso besteht ein Dattelkern ganz aus sehr dickwandigem Endospermgewebe (vgl. pag. 416); zu den merkwürdigsten Beispielen in dieser Richtung gehören die großen Samenkörner von Phytelephas, einer palmenähnlichen Tropenpflanze, welche ihrer enormen Härte und Festigkeit wegen als vegetabilisches Elfenbein von Drechslern verarbeitet werden; die ganze harte Masse ist dickwandiges Endosperm, in welchem an einem

Punkte des Umfangs der kleine Embryo liegt, der aber, wenn er keimt, diese ganze harte Masse auflöst und aufsaugt. Um doch noch an ein Beispiel zu erinnern, welches Jedem von uns naheliegt, mag noch hervorgehoben werden, dass die mehlgebende Substanz unserer Getreidekörner ebenfalls das Endosperm im Embryosack derselben darstellt, nur besteht dieses aus sehr dünnwandigen, großen Zellen, deren Inhalt aus Eiweißstoffen und Stärke besteht.

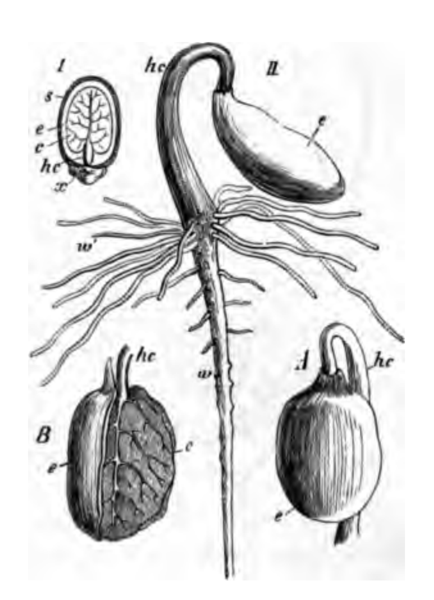


Fig. 444. *Ricinus communis*: *I* der reife endospermhaltige Same längs durchschnitten, *II* die Keimpflanze, deren Cotyledonen noch im Endosperm stecken, was durch *A* und *B* noch näher ersichtlich wird. — *s* Samenschale, *e* Endosperm, *c* Cotyledon, *hc* hypocotyles Stammglied, *w* Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln derselben; *x* ein den Euphorbiaceen eigenthümliches Anhängsel des Samens (Caruncula).

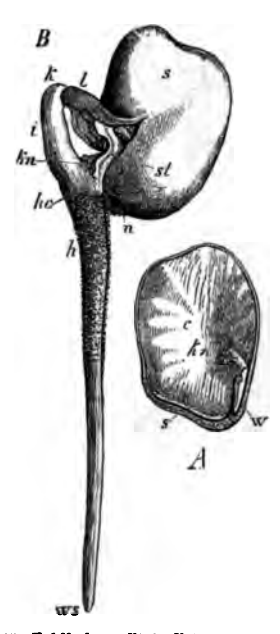


Fig. 445. Feldbohne (*Vicia Faba*): *A* der endospermfreie Same nach Wegnahme des einen Cotyledons, der andere ist noch erhalten *c*, *w* Wurzelende, *kn* Knospe des Embryo, *s* Samenschale; *B* keimender Same: *s* Schale, *l* abgerissener Lappen derselben, *n* Nabel; *st* Stiel eines Cotyledons, *k* Krümmung des epicotylen Axengliedes *i*, *hc* das sehr kurze hypocotyle Glied, *h* die Hauptwurzel, *ws* deren Spitze, *kn* Axelknospe des einen Cotyledons.

Es giebt sowohl unter den Monocotylen (Orchideen) wie unter den Dicotylen verschiedene Familien, bei denen die Endospermbildung entweder eine höchst unvollkommene ist oder ganz unterbleibt. Solche Fälle dürfen jedoch nicht mit denen verwechselt werden, wo in dem reifen Samen deshalb kein Endosperm zu finden ist, weil es durch den Embryo schon während der Ausbildung des Samens aufgesogen wurde. Dieser Fall kommt besonders häufig bei den Dicotylen vor: die Kerne unseres Obstes, der Kirschen und Mandeln, der Äpfel, ferner die Wallnüsse und Haselnüsse, die Eicheln und Bucheckern, die Samen der Sonnenrose und aller anderen Compositen, die Kürbis- und Gurkenkerne, Erbsen, Linsen, Bohnen u. s. w. enthalten im reifen Zustand deshalb kein Endosperm, weil

dasselbe von den Keimblättern des Embryo schon vor und während der Samenreife wieder aufgesogen worden ist; in Folge dessen wachsen die Keimblätter in solchem Samen so stark heran, dass sie den ganzen sehr beträchtlichen Raum innerhalb der Schale vollständig ausfüllen, während Spross und Wurzeltheil des Embryos ein winzig kleines Anhängsel darstellt.

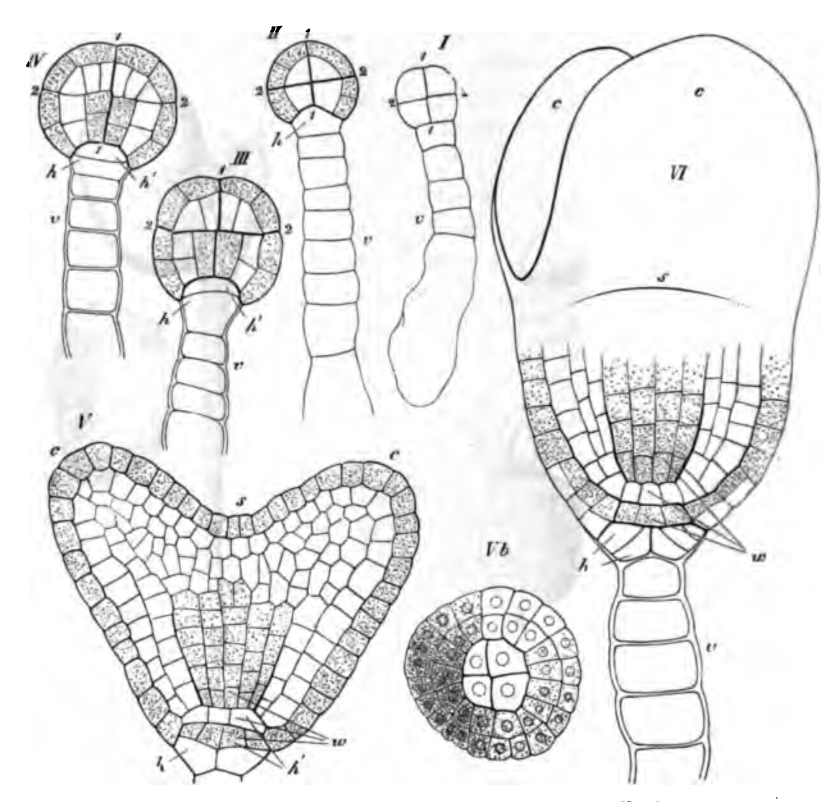


Fig. 446. Darstellung der Keimbildung von Capsella bursa pastoris nach Handzeichnungen HANSTEIN's. — Entwicklungsfolge von *I—IV* (*Vb* Wurzelende von unten gesehen); 1, 1–2, 2 die ersten Theilungen der Scheitelzelle des Vorkeims; *hh'* die Hypophyse, *v* Vorkeim, *c* die Cotyledonen, *s* Scheitel der Axe. *w* die Wurzel. Dermatogen und Plerom sind dunkel gehalten.

Doch habe ich mit dem zuletzt Gesagten dem Entwicklungsgange nach der Befruchtung selbst vorgegriffen. es ist noch Einiges über die Entstehung des Embryos aus der Eizelle mitzutheilen. Wie schon bei den Selaginellen, in viel höherem Grade bei den Gymnospermen, bildet sich auch bei den Angiospermen aus der befruchteten Eizelle nicht bloß der eigentliche Embryo, sondern ein Träger oder ein Vorkeim, durch welchen jener mit der Haut des Embryosackes verwachsen bleibt. Der junge Embryo erscheint daher gewöhnlich als eine mehr oder minder lang gestielte Kugel. Die befruchtete Eizelle nämlich wächst zunächst mehr oder minder in die Länge, bildet einen Schlauch, der sich durch Querwände gliedert und

schließlich entsteht der eigentliche Embryo aus der vordersten dieser Zellen, die nun durch Theilungen, welche nach drei Richtungen rechtwinklig auf einander stehen, in Oktanten zerfällt und während sie heranwächst, in den periklinen und antiklinen Richtungen weiter getheilt wird — Vorgänge, welche durch Fig. 446 *I—IV* hinreichend erläutert werden. Erst wenn der sphärische Körper in eine kleinzellige Gewebemasse verwandelt ist, beginnt die Anlage der ersten Blätter und der Keimwurzel. Als zukünftige Sprossaxe bleibt im Grunde nur die die genannten Theile unter sich verbindende Gewebemasse übrig.

Entstehen wie bei unserer Fig. 446 *V* und *VI* gleichzeitig zwei erste einander gegenüberstehende Blätter oder Cotyledonen, so hat man es mit einer Pflanze aus der Klasse der Dicotylen zu thun; bei den Monocotylen entsteht zunächst ein einzelnes Blatt, welches gewöhnlich den ganzen Umfang des Embryos umwächst und auf welches später, meist erst bei beginnender Keimung, ein zweites ebenfalls scheidenförmiges Blatt folgt.

Gewöhnlich ist das Wachsthum des Embryos ein sehr langsames, wie das aller embryonalen Gewebemassen, man findet ihn daher zu der Zeit, wo die Samenkörner bereits nahezu ihr bleibendes Volumen erreicht haben, noch als sehr kleines Körperchen in der Scheitelhöhlung des Embryosackes vor. Als eine merkwürdige Thatsache, welche mit in die Kategorie derjenigen Erscheinungen gehört, die ich früher unter dem Namen der Wachsthumscorrelationen in ihrer Abhängigkeit vom Chlorophyll beschrieben habe, will ich hier gelegentlich hervorheben, dass die Embryonen chlorophyllfreier Pflanzen gewöhnlich sehr klein bleiben. Nach Hofmeister ist der Embryo von Monotropa im reifen Samen nur zweizellig, bei den Orobanchen, Balanophoren, Rafflesien bildet er zwar einen kleinen Zellkörper, der aber nichts von einer Gliederung in bestimmte Organe erkennen lässt; größer und kräftiger wird der Embryo im Samen von Cuscuta, aber auch ihm fehlt die Wurzelanlage und wohl auch die der ersten Blätter. Es ist offenbar nicht das Schmarotzerthum an sich, was diese Erscheinung hervorruft, sondern zunächst der Chlorophyllmangel, denn der Embryo der chlorophyllreichen Mistel und anderer Loranthaceen erreicht nicht nur eine beträchtliche Größe, sondern er ist auch mit Keimblättern und Wurzelanlage versehen.

Es wurde schon vorläufig erwähnt, dass bei allen Samenpflanzen das den Embryo enthaltende Samenkorn eben nur die weiter ausgebildete Samenknospe selbst ist; ihrerseits aber ist die Samenknospe, wie wir sahen, ein Makrosporangium, der Embryosack eine Makrospore, in welcher sich nach der Befruchtung aus der Eizelle die junge Pflanze, der Embryo, gebildet hat. Wir könnten den reifen Samen daher ebenfalls noch als ein Makrosporangium bezeichnen, allein ganz zutreffend wäre dies in den meisten Fällen nicht; bei der großen Mehrzahl der Angiospermen nämlich verdrängt der heranwachsende Embryosack vor oder nach der Befruchtung

das Gewebe des Kerns der Samenknospe, also des Sporangiums, so dass er schließlich nur noch von den Integumenten umgeben ist; aus diesen oder aus gewissen Zellenschichten derselben entsteht nach und nach die Samenschale, deren Struktur bei den verschiedenen Arten eine überaus verschiedene sein kann. —

Anmerkung zur XLI. und XLII. Vorlesung.

Wie in den ersten elf Vorlesungen, welche nur als organographische Einleitung für die eigentliche Physiologie zu betrachten sind, wünschte ich auch in den beiden vorausgehenden Vorlesungen nur eine sehr gedrängte Skizze der organographischen Verhältnisse des Fortpflanzungsapparates zu geben. Aus dem erstaunlichen Reichthum des vorliegenden Materials konnten nur einige wenige Beispiele herbeigezogen werden; wer sich über die Organisationsverhältnisse der Fortpflanzungsapparate und, was hier kaum zu vermeiden, über den phylogenetischen oder systematischen Zusammenhang desselben bei den verschiedenen Abtheilungen des Pflanzenreiches genauer unterrichten will, wird in meinem Lehrbuch der Botanik zunächst eine übersichtliche, aber sehr ausführliche Darstellung in diesem Sinne vorfinden; noch weitere Ausführungen, speciell die neuesten Beobachtungen an Algen und Pilzen betreffend und die merkwürdigen entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen der Sporangien der Kryptogamen zu denen der Phanerogamen findet man in GOEBEL's neuer Bearbeitung meines Lehrbuches, welche soeben unter dem Titel: »Grundzüge der Systematik« erschienen ist.

XLIII. Vorlesung.

Die Wirkung der Sexualzellen auf einander.

Continuität der embryonalen Substanz.

Soweit die Erfahrung reicht, scheint organisches Leben, wenigstens in unserer Zeit, niemals anders als in der Art zu beginnen, dass kleine Substanzmassen sich von einem schon vorhandenen Organismus ablösen; diese Substanzen aber sind nicht flüssiger Natur, nicht wässerige Lösungen, wenn auch mit Wasser durchtränkt, sie sind nicht krystallinisch, noch im gewöhnlichen Sinne fest; auch handelt es sich dabei, wie es scheint, niemals um eine einfache chemische Verbindung, sondern immer um ein Gemenge von solchen oder um es kurz zu sagen, es handelt sich um eine meist winzig kleine Protoplasmamasse, welcher gewöhnlich, zumal bei unschlechtlicher Fortpflanzung, noch plastisches Wachsthumsmaterial beigemengt ist, wie Stärke oder Fett; ja viele Sporen nehmen von der Mutterpflanze aus Assimilationsorgane mit.

Wir haben aber alle Ursache zu glauben, dass der größte Theil der sichtbaren Substanz in einer Fortpflanzungszelle in der That nur Wachsthumsmaterial im gewöhnlichen Sinne des Wortes darstellt und dass außerdem noch eine vielleicht unendlich geringe Quantität einer Substanz vorhanden sei, die an sich noch nicht näher bekannt, doch gewissermaßen das primum movens darstellt, durch welches die anderen Substanzen der Fortpflanzungszelle eher oder später in Bewegung gesetzt und die Wachsthumsprocesse hervorgerufen werden.

Diese Ansicht von der Natur einer Fortpflanzungszelle gewinnt einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit durch das ganz Eigenthümliche der sexuellen Fortpflanzung. Das Wesen der letzteren liegt darin, dass im Verlauf der Entwicklung einer Pflanze (oder eines Thieres) zweierlei Zellen erzeugt werden, die einzeln für sich keiner weiteren Entwicklung fähig sind, aus deren materieller Vereinigung aber ein entwicklungsfähiges Produkt hervorgeht. Erst dieses letztere, die befruchtete Eizelle (oder bei manchen niederen Algen und Pilzen die sogenannte Zygote oder Zygospore), ist

im strengen Sinn des Wortes eine Fortpflanzungszelle, denn ohne die Befruchtung ist sie nicht im Stande, einen neuen Organismus zu erzeugen; zwar scheint es ausnahmsweise so, als ob auch eine nicht befruchtete Eizelle im Stande sei, einen Embryo zu bilden, allein die noch wenig bekannten Fälle sogenannter Parthenogenesis dürften sich, wie der Verlauf dieser Betrachtungen zeigen wird, eher als eine Bestätigung dessen herausstellen, was ich als die Hauptsache bei der Befruchtung betrachte.

Eine Eizelle (oder bei Algen ein schwärmender Gamet) wird entwicklungsfähig gemacht durch die Aufnahme der befruchtenden Substanz, welche ihr von einer anderen Zelle, (einem anderen Gameten oder) gewöhnlich einem Zoosperm, oder bei den Phanerogamen von einem Pollenschlauch zugeführt wird. Nun hätte es schwerlich einen Sinn, zu glauben, dass diese befruchtende Substanz von genau derselben Beschaffenheit sei, wie die der Eizelle selbst; so etwas könnte allenfalls in solchen Fällen vermuthet werden, wo die beiden sich vereinigenden Zellen äußerlich von gleicher Beschaffenheit zu sein scheinen, wie bei den Conjugaten, Mucorineen und bei manchen Gamosporen.

Bei dieser Annahme wäre die Befruchtung eine bloße Vermehrung der Substanz der Fortpflanzungszelle; dass es aber gerade auf diese nicht ankommt, zeigen alle diejenigen Fälle, wo eine verhältnismäßig große Eizelle durch ein winzig kleines Spermatozoid befruchtet wird, dessen gesammte Substanz kaum den tausendsten Theil ihrer eigenen Masse beträgt und dieselbe Betrachtung ergiebt sich ungezwungen aus allen Beobachtungen über das Verhalten des Pollenschlauches, wenn derselbe die Eizelle einer samenbildenden Pflanze befruchtet. Schon die verschiedene Gestalt der beiden Sexualzellen: eines Zoosperms oder Pollenkorns gegenüber der Eizelle weist mit Bestimmtheit darauf hin, dass beide von verschiedener materieller Beschaffenheit sind, denn die äußere Form wie die innere Struktur eines jeden Körpers ist der nothwendige Ausdruck seiner materiellen Beschaffenheit: Verschiedenheit der Form deutet immer auf Verschiedenheit der materiellen Substanz.

Wir können nun also sagen, die Befruchtung einer Eizelle (oder eines Gameten) besteht darin, *dass ihrer Substanz etwas zugeführt wird, was ihr bis dahin fehlte, dessen sie aber zur Weiterentwicklung bedarf.* Was diese befruchtende Substanz sei, ist gegenwärtig noch in hohem Grade zweifelhaft, jedenfalls ist es nicht die ganze Masse eines Spermatozoids, noch viel weniger etwa die ganze Masse eines Pollenkorninhaltes, welche den Titel der Befruchtungssubstanz beanspruchen darf; das äußerst kleine Quantum der letzteren bewirkt aber in der Eizelle gewöhnlich sofort auffallende Veränderungen: die Ausscheidung einer Zellhaut, Wachsthum und Zelltheilung, die Bildung des Embryos und schließlich folgen alle diejenigen Veränderungen nach, welche in den benachbarten Theilen der Mutterpflanze selbst stattfinden: die Ausbildung des Samenkorns, der Frucht-

wandung und nicht selten erstrecken sich die Folgen der Befruchtung auf die ganze Pflanze, die nach der Samenreife schließlich zu Grunde geht.

Wäre es bei einem so überaus eigenartigen Naturprocess wie der Befruchtung erlaubt, nach einer Analogie zu suchen, so könnten wir zunächst etwa an die Wirkung der Fermente denken, die wenigstens insofern eine Ähnlichkeit bieten, als auch sie im Stande sind, bei äußerst geringer Quantität große Stoffmassen in Bewegung zu setzen und dadurch chemisch zu verändern. Allein es ist damit nicht gerade viel gewonnen, denn die Wirkung der Fermente selbst ist ja noch unbekannt. Auch mit vielen Reizerscheinungen hat die Befruchtung Ähnlichkeit, aber auch das will für unseren Standpunkt nicht viel sagen, denn wir können vielmehr behaupten, die Befruchtung sei die eminenteste aller Reizerscheinungen überhaupt: da ich als Reizbarkeit, wie früher erwähnt, die Art und Weise der Reaktion eines lebenden Organismus gegen jeden äußeren Eingriff verstehe, so gehört die Befruchtung ohne Weiteres in diese Kategorie, die Eizelle ist aber der Organismus, der durch den Eingriff der von außen her hinzutretenden Befruchtungssubstanz in so wunderbarer Weise reagirt, dass daraus ein neuer Gestaltungs- und Wachsthumsprocess entspringt.

In den ungeschlechtlich erzeugten Sporen finden wir nun aber fortpflanzungsfähige Zellen, welche ohne die Aufnahme einer befruchtenden Substanz doch eine weitere Entwicklung beginnen und durchführen und fast könnte es scheinen, als ob unsere vorausgehenden Erwägungen durch diese Thatsache völlig entkräftet würden. Allein der logische Schluss scheint der zu sein: da die ungeschlechtlichen Sporen auch ohne Befruchtung keimen, so enthalten sie also eben Alles, was dazu nöthig ist; ihnen fehlt nicht etwas wie der Eizelle, was ihnen erst übergeben werden müsste, um entwicklungsfähig zu werden; sie bedürfen der Befruchtung nicht, weil sie haben, was sie brauchen und ganz denselben Schluss werden wir auch in den sehr seltenen Fällen wohl constatirter Parthenogenesis und Apogamie anwenden dürfen, wo weibliche Befruchtungsorgane entstehen und im Stande sind, Embryonen zu bilden, ohne dass sie befruchtet werden; auch hier werden wir sagen dürfen: da sie dies können, haben sie also in sich selbst alles das, was zur Entwicklung nöthig ist und wenn dies der Fall ist, so sind derartige weibliche Organe auch nur scheinbar weiblich; denn diese Bezeichnung werden wir consequenterweise wohl für diejenigen Fälle reserviren müssen, wo eine Zelle eben nur durch Befruchtung zu weiterer Entwicklung angeregt wird. Die einer Befruchtung nicht bedürftigen Zellen, welche wie die Sporen, die Brutkörner der Muscineen, die Conidien der Pilze, die ungeschlechtlichen Sporen vieler Algen, neue Pflanzen erzeugen, gleichen in diesem Punkte den gewöhnlichen vegetativen Zellen, die ja unter günstigen Umständen überhaupt im Stande sind, neue Pflanzen zu erzeugen.

Die Frage ist also: wie es kommen mag, dass eher oder später im

Lauf der Entwicklung bestimmte Zellen erzeugt werden, die an und für sich die Fähigkeit weiterer Entwicklung eingebüßt haben, dafür aber im Stande sind, durch ihre materielle Vereinigung ein im eminentesten Sinne entwicklungsfähiges Produkt zu liefern. Dass dies nicht zufällig geschieht, sondern im tiefsten Wesen des Organismus begründet sein muss, schließe ich aus der langwierigen Vorbereitung zur Erreichung des angegebenen Zweckes, denn die Bildung der verschiedenen Geschlechtsorgane, in denen schließlich die Sexualzellen entstehen, können wir als eine solche Vorbereitung betrachten und je höher die Organisation sich ausbildet, desto weitgreifender erscheint diese Vorbereitung zur Bildung sexueller Zellen, diese Spaltung der organischen Bildungsstoffe in zwei verschiedene Substanzen, die männliche und weibliche, die erst später durch ihre Vereinigung ein vegetatives Produkt ergeben.

Schon wiederholt bei anderen Gelegenheiten habe ich auf die bisher viel zu wenig beachtete Thatsache hingewiesen, dass die Continuität des Pflanzenlebens sich vorwiegend in der Continuität der embryonalen Substanz ausspricht. Ich habe ausführlich auseinandergesetzt, dass im normalen Verlauf eines Pflanzenlebens, selbst in dem hundertjährigen eines Baumes, die neuentstehenden Vegetationspunkte immer die Nachkommen vorausgehender Vegetationspunkte sind, dass schließlich alle die zahlreichen, aber kleinen Vegetationspunkte einer viel verzweigten Pflanze aus dem ersten Vegetationspunkt der Keimpflanze sich ableiten lassen. Dieser aber ist unmittelbar ein Überrest von der Substanz der befruchteten Eizelle oder von dem, was ich die embryonale Substanz nenne. Die Frage ist nun, ob auch die embryonale Substanz der Eizelle selbst diese Continuität fortsetzt und diese Frage muss mit einem entschiedenen Ja beantwortet werden: die unzähligen sorgfältigen embryologischen Untersuchungen der letzten 40 Jahre lassen keinen Zweifel darüber, dass sowohl die Eizellen wie auch Zoospermien und Pollenköner aus Mutterzellen entstehen, welche ganz direkte Descendenten von Vegetationspunkten sind, aus denen die sie erzeugenden umfangreicheren Geschlechtsorgane hervorgehen; zumal neueste Beobachtungen von Goebel betonen ausdrücklich, dass schon in den frühesten Jugendzuständen die Zellen, aus welchen die eigentlichen Sexualzellen hervorgehen werden, an der materiellen Beschaffenheit ihres Inhaltes zu erkennen sind, zu einer Zeit, wo das sie umgebende Gewebe noch ganz den Charakter des sogenannten Urmeristems oder des embryonalen Gewebes der Vegetationspunkte besitzt. Die Differenzirung der beiden Sexualprodukte beginnt also im Innern von Vegetationspunkten, das Produkt der sexuellen Vereinigung ist ein Embryo, dessen Gewebemasse mit der eines Vegetationspunktes identisch ist und aus welcher die ersten Vegetationspunkte der neuen Pflanze als Überreste abzuleiten sind. So wenig wie die ungeschlechtliche Fortpflanzung ist auch die sexuelle dazu berufen, im strengsten Sinn des Wortes einen neuen Organismus zu produ-

ciren; die Elemente, aus denen dieser entsteht, sind selbst nur Produkte der embryonalen Substanz einer früheren Pflanze und schließlich können wir sagen: das was sich seit dem Beginn des organischen Lebens auf der Erde continuirlich immerfort in dem ewigen Wechsel aller Gestaltungen, in dem beständigen Wechsel von Leben und Tod lebendig erhalten und sich immerfort regenerirt hat, das ist die embryonale Substanz der Vegetationspunkte, die in bestimmten Fällen sich in männliche und weibliche differenzirt, um sich dann wieder zu vereinigen. In diesen winzig kleinen Stoffmassen hat sich das organische Leben in dem langwierigen Verlauf der geologischen Epochen beständig selbst erhalten; diejenigen Theile der Pflanzen, welche sich dem Auge unmittelbar darbieten, die ausgewachsenen Wurzeln, Sprossaxen, Blättter, die Holzmassen u. s. w., dies alles sind Produkte jener embryonalen Substanz, die sich beständig regenerirt, während diese ihre Produkte zwar an Masse millionenfach sie überwiegen, aber keiner Regeneration fähig sind; sie sind es nicht, in denen sich die Continuität des organischen Lebens erhält, aber sie sind es, die durch ihre gemeinsame Arbeit den Assimilationsprocess und den Stoffwechsel hervorrufen und ein sehr kleines Quantum der Substanz, die sie zu ihrem Wachsthum nicht selbst verbrauchen, wird zur Ernährung der embryonalen Substanz der Vegetationspunkte und Sexualzellen benutzt.

Nach dieser wohl nicht ganz überflüssigen Abschweifung komme ich nun wieder zu meinem Thema, der gegenseitigen Einwirkung der Sexualzellen, um dasselbe von einer anderen Seite her aufzunehmen. Vorhin wurden die Gründe angegeben, die uns zu der Annahme veranlassen, dass der Eizelle, um sie fruchtbar zu machen, von Seiten der männlichen Zellen etwas Materielles zugeführt werden müsse, was ihr vorher mangelte. Die neuesten Untersuchungen von Schmitz, Strasburger, Zacharias u. a. führen nun zunächst zu dem Resultat, dass der Befruchtungsstoff in der Kernsubstanz, dem Nuclein, der männlichen Zelle zu suchen sei. Es scheint nach den genannten Beobachtern betreffs der Zoospermien festzustehen, dass der eigentliche Körper derselben aus dem Nuclein der Mutterzelle sich bildet, während der die Cilien tragende Theile aus dem Protoplasma hervorzugehen scheint. Der Zellkern der Zoospermmutterzelle vergrößert sich, bis er das gesammte Protoplasma derselben oder doch nahezu in sich aufgenommen hat. Die peripherische Schicht desselben verdichtet sich nun zu einem ringförmigen, resp. spiralig eingerollten Bande, während der mittlere Theil des Kerns sich auflockert und das Bläschen darstellt, welches frisch ausgeschlüpfte Zoospermien gewöhnlich an ihrem hinteren Ende nachschleppen, oft aber bald verlieren. Zacharias hat auf mikrochemischem Wege festzustellen gesucht, dass der eigentliche Körper der Zoospermien mit dem Nuclein identisch ist und darauf hingewiesen, dass betreffs dieser Verhältnisse die Thiere mit den Pflanzen durchaus übereinstimmen.

Was also durch die Zoospermien in die Eizelle hineingetragen wird,

ist das Nuclein, denn man darf glauben, dass die einzige Bedeutung der nicht aus Nuclein bestehenden Cilien eben nur die von Bewegungsorganen ist.

Dem entsprechend hat nun Strasburger seit einer Reihe von Jahren die Thatsache ausdrücklich hervorgehoben, dass bei den Phanerogamen die

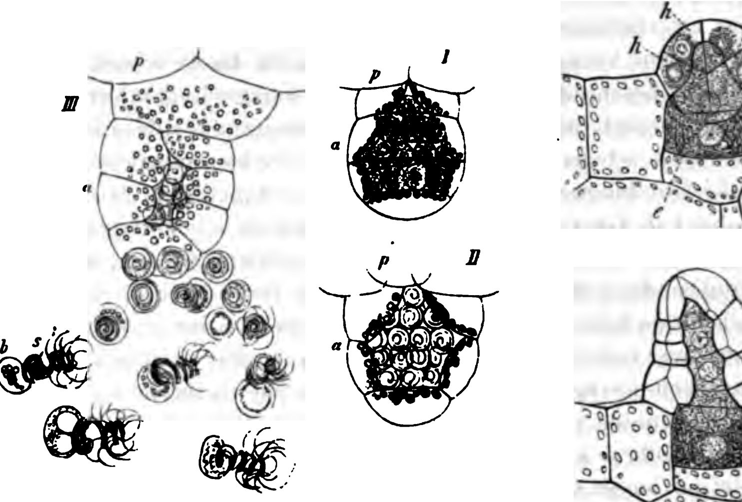


Fig. 447. Antheridien von Adianthum capillus Veneris (550), im optischen Längsschnitt gesehen. *I* noch unreif, *II* die Zoospermien schon fertig ausgebildet; *III* geplatztes Antheridium, die Wandungszellen in radialer Richtung stark aufgeschwollen, die Zoospermien zumeist ausgetreten. — *p* Prothallium, *a* Antheridium, *s* Zoosperm, *b* dessen Blase, Stärkekörnchen enthaltend.

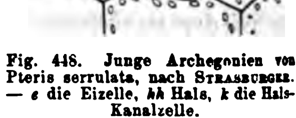


Fig. 448. Junge Archegonien von Pteris serrulata, nach Strasburger. — *e* die Eizelle, *hh* Hals, *k* die Halskanalzelle.

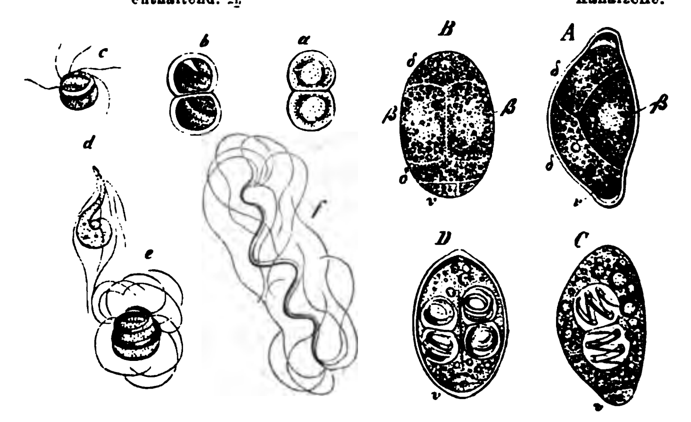


Fig. 449. Keimung der Mikrosporen und Bildung der Zoospermien von *Isoëtes lacustris* nach Millardet. — *A* und *C* Mikrosporen von der rechten Seite, *B* und *D* von der Bauchseite gesehen; in *A* und *B* die Bildung des Antheridiums: *δ δ* dessen Blüthenzellen, *β β* dessen Bauchzellen; in *C* und *D* die Zoospermienbildung, die *δ* und *β* wieder verwischt; *v* ist in *A* bis *D* die vegetative Zelle (Prothallium Millardet's). — *a* bis *f* Entwicklung der Zoospermien (*A* — *D*, *a* — *d* ist 580mal, *e* und *f* 700mal vergr.).

beiden Zellenkerne, welche in dem Pollenkorn schon vorher enthalten waren, in das fortwachsende Ende des Pollenschlauches eintreten und mit diesem bis in die Mikropyle der Samenknospe eingeführt werden, wo sie

dann verschwinden, also wohl sich auflösen, und wenigstens hypothetisch darf man annehmen, dass es auch hier das Nuclein sein dürfte, welches nun unter Vermittlung der Synergiden in gelöster Form der Eizelle übergeben wird. In Fällen, wo zahlreiche Pollenschläuche aus einem Pollenkorn sich entwickeln, löst sich die Kernsubstanz nach STRASBURGER schon vorher im Plasma auf, um sich, wie es scheint, in den verschiedenen Schläuchen zu vertheilen. Auf die verwickelten, sogar mit Zellkerntheilung verbundenen Vorgänge, welche STRASBURGER im Pollenschlauch der Gymnospermen beschreibt, kann hier nur kurz hingewiesen werden.

Der anscheinend so nahe liegenden Folgerung aus diesen Angaben scheinen freilich wieder andere Thatsachen zu widersprechen; zunächst die, dass die Eizellen selbst schon vor der Befruchtung einen Zellkern und in diesem Nuclein besitzen und bei der Conjugation der Spirogyren wird von SCHMITZ und STRASBURGER ausdrücklich angegeben, dass die Kerne der beiden copulirenden Zellen einfach mit einander verschmelzen, was STRASBURGER auch für andere Fälle schon constatirt hatte. Wenn es sich also um die Beantwortung der Frage handelt, was für eine Substanz der Eizelle als Befruchtungsstoff übergeben wird, so müssen wir zugestehen, dass sie durch die genannten Beobachtungen noch nicht genügend beantwortet wird. Als Hypothese kann man einstweilen die Annahme festhalten, dass das Nuclein der beiden Geschlechtszellen nicht von gleicher Beschaffenheit sei und dass das Nuclein der männlichen Zelle also doch etwas anderes in die Eizelle hineinträgt, als was dieselbe schon besitzt. In dieser unvollkommenen Form müssen wir einstweilen das hier kurz behandelte Problem liegen lassen.

Zu den überraschendsten Thatsachen im Bereich der Befruchtungsvorgänge gehört die Fernewirkung oder gegenseitige Anziehung der beiden Sexualzellen auf einander. Ich wähle diesen Ausdruck für die näher zu beschreibenden Thatsachen, weil er kurz ist und den Sachverhalt wenigstens bildlich klar bezeichnet; mit den Worten Fernewirkung und Anziehung soll aber zunächst nicht gerade der in der Physik damit verbundene Sinn verstanden werden.

In den zahlreichen Beschreibungen, welche die Beobachter von dem Verhalten der Zoospermien in der Nähe der Eizelle, der schwärmenden Gameten und der Antheridien in der Nachbarschaft der Oogonien geben, begegnet man ausnahmslos den bestimmtesten Ausdrücken dafür, dass irgend eine gewisse Einwirkung der Sexualzellen auf eine gewisse Entfernung hin sich geltend macht und zwar immer in dem Sinne, dass dadurch die Vereinigung beider herbeigeführt oder begünstigt wird. Dieser Vorgang ist um so merkwürdiger als unmittelbar nach stattgehabter Befruchtung diese gegenseitige Anziehung verschwunden ist.

Unter einer größeren Zahl derartiger Zeugnisse will ich nur einige wenige hier folgen lassen. Von der Befruchtung der Farnkräuter und

speciell der zur Beobachtung besonders geeigneten Ceratopteris thalictroides redend sagt STRASBURGER (Jahrbücher für wiss. Bot. VII pag. 402):

»Wird ein Prothallium mit reifen Geschlechtsorganen in Wasser gelegt, so öffnen sich zuerst meist die Antheridien, in den günstigsten Fällen alsbald auch die Archegonien. Bei Pteris serrulata muss man dessen ungeachtet wohl durchschnittlich über eine halbe Stunde warten; bei Ceratopteris thalictroides dagegen meist weniger als 20 Minuten:

»Die Spermatozoiden, die zunächst gleichgültig an dem Scheitel des Archegoniumhalses, ganz wie an anderen fremden Körpern vorbeigekommen waren, zeigen, sobald sich dieser geöffnet hat, hier ein eigenthümliches Verhalten. In dem Augenblick, wo sie in den Schleim vor dem Kanal gerathen, wird ihre Bewegung träger; man sieht, sie werden hier aufgehalten, ihre Bewegung gleichsam durch ein widerstehendes Medium gehemmt; manche bleiben in dem Schleim sitzen, manchen gelingt es wieder loszukommen, sie eilen davon; in dem gewöhnlichen Falle geschieht aber keines von beiden, sondern es wird durch den radial aus dem Kanal ergossenen Schleim dem Spermatozoiden die Richtung inducirt, so dass es mit seiner Spitze voran auf die Kanalmündung steuert. An einen Diffusionsstrom ist hier nicht zu denken, ebensowenig an einen Strudel, der die Spermatozoiden plötzlich ergreifen sollte und gegen die Öffnung schleudern, ja selbst ganz kleine Körner bleiben in völliger Ruhe vor der Öffnung des Kanals liegen. Die Bewegung des Spermatozoiden innerhalb des Schleimes wird entschieden langsamer, es hört nicht auf, sich um seine Axe zu drehen. Der Schleim führt es aber in den Kanal, so dass seine Wirkung hier mit der Thätigkeit der Narbenflüssigkeit und der tela conductrix sich vergleichen lässt, welche den Pollenschlauch der Phanerogamen nach der Samenknospe führen. Zugleich kann man sich hier auch auf das entschiedenste überzeugen, wie wenig berechtigt die Annahme von E. ROZE ist, dass es die hintere Blase am Spermatozoiden sei, welche den Befruchtungsstoff enthalte. Die meisten Spermatozoiden haben diese Blase bereits verloren, ehe sie nur an das Archegonium kommen, andere, die sie noch besitzen, verlieren sie jetzt in dem Schleime, keines nimmt sie aber mit in's Innere des Archegoniums. Ich habe unter andern einen Fall bei Ceratopteris ganz genau verzeichnet, wo 5 Spermatozoiden eben erst aus ihrer Antheridie entschlüpft, in die Centralzelle eingedrungen waren und man dementsprechend auch 6 Blasen in dem Schleime vor der Öffnung des Halses bemerken konnte.«

»Innerhalb des Kanals angelangt, ziehen sich die Windungen des Spermatozoiden stark aus einander, und wenn sonst keine störenden Verhältnisse ihm in den Weg treten, so gelangt es alsbald in's Innere der Centralzelle, wo die entleerte Kanalzelle einen hinreichend großen Raum hinterlassen hat. Hier ziehen sich seine Windungen wieder zusammen, seine Bewegungen werden wieder freier. Dieses erste Spermatozoid, das in das

Archegonium eindringt, bleibt gewöhnlich nicht das einzige, bald folgen ihm andere; ihre Zahl kann innerhalb der Centralzelle auf 4, ja bis auf 5 steigen, so groß ist der Raum, den hier die Kanalzelle geschaffen: sie bewegen sich dann munter durch einander, etwa wie die Spermatozoiden, die in einem Antheridium zurückgeblieben sind. Später ankommende Spermatozoiden bleiben in dem Kanale des Halses stecken: ihre Zahl kann bei Pteris serrulata ungeheuer steigen, jedes neu ankommende schraubt sich dann zwischen die schon vorhandenen, so lange als seine Bewegungen noch möglich sind, und streckt sich zuletzt fast gerade. So kommt es dann, dass in manchen Fällen der Kanal des Archegoniums wie von langen Fäden gefüllt erscheint; neue Spermatozoiden, die nun ankommen, können in demselben nicht mehr aufgenommen werden; nun habe ich aber einzelne Fälle bei Pteris beobachtet, wo sie sich ungeachtet dessen mit ihren vorderen Enden zwischen die früher angekommenen schrauben, und schließlich so ein großer Strauß von Spermatozoiden sich bildet, radial aus dem Kanale sich verbreitend.

»In diesem Strauße sieht man dann einzelne von ihnen sich noch längere Zeit um ihre Axe drehen, ja manches Mal auch wieder loskommen und davon eilen. Ich habe bei Pteris serrulata wiederholt über 100 Spermatozoiden in einem solchen Strauße gezählt, ja eine halbe Stunde nach dem Eindringen des ersten Spermatozoiden bleiben immer noch einige in dem Schleime hängen. Solche Anhäufungen gehören immerhin nur zu den Ausnahmen, und die Zahl der in ein Archegonium dringenden Spermatozoiden bleibt meist nur auf wenige beschränkt; auch kommen diese Anhäufungen nur bei Pteris vor, bei Ceratopteris sind sie nicht möglich; nicht nur weil das Prothallium hier verhältnissmäßig wenig Spermatozoiden entwickelt, sondern auch, weil der aus dem Archegoniumhalse ausgeworfene Schleim weit eher im umgebenden Wasser diffundirt und kurze Zeit nur die vorbei eilenden Spermatozoiden anhält.

»Dass dieser Schleim es wirklich ist, der so specifisch auf die Spermatozoiden wirkt, unterliegt wohl schon nach dem oben Gesagten kaum mehr einem Zweifel; noch bestimmter konnte ich mich jedoch von dieser seiner Wirkung überzeugen, in dem ich das Deckgläschen rückte, dadurch den Schleim aus seiner ursprünglichen Lage brachte, oder ihn gar mit der Nadel ganz vom Archegonium entfernte. Dann wurden die Spermatozoiden von dem Schleime angehalten, da wo er zu liegen kam, wussten sich wieder von ihm zu befreien, oder gingen in ihm nach längerem oder kürzerem Schwärmen zu Grunde, die Richtung nach der Öffnung des Archegoniumhalses wurde ihnen aber nicht mehr inducirt.

»Doch wollen wir das Verhalten der Spermatozoiden innerhalb der Centralzelle weiter verfolgen. Pteris ist, wie bereits erwähnt, zu dieser Beobachtung nicht günstig, so dass ich unter den unzählig beobachteten Fällen nur zweimal diesen Vorgang hier sehen konnte. Ein Mal auf einem Quer-

schnitte, der das Archegonium frei legte, ohne es zu beschädigen und Spermatozoiden aus einem benachbarten Antheridium in dasselbe drangen, ein anderes Mal selbst bei Flächenansicht des Prothalliums, wo aber das Archegonium auf dem Abhange des mittleren Zellkissens des Prothalliums so zu liegen kam, dass ich es im optischen Querschnitte sehen konnte.

»Verhältnissmäßig sehr leicht lässt sich nun aber der ganze Vorgang bei Ceratopteris thalictroides verfolgen. Das Prothallium ist so durchscheinend, dass man bei Flächenansichten sehr leicht sowohl die ganze Centralzelle, als auch deren Inhalt sehen kann, wobei die geneigte Stellung der Archegonien am eingebogenen Prothalliumrande noch sehr zu statten kommt. Die Spermatozoiden sind verhältnissmäßig größer als bei Pteris und lassen sich also leicht verfolgen.

»Das erste Spermatozoid, welches in die Centralzelle dringt, stößt gewöhnlich sogleich oder doch nach kurzem Schwärmen mit seiner vorderen Spitze an die hellere Stelle (den Empfängnissfleck), die wir mitten am Scheitel der Befruchtungskugel gesehen und bleibt sogleich an dieser Stelle haften; es dreht sich nun schnell um seine Axe und sinkt mit seiner Spitze langsam in die Befruchtungskugel ein; seine Bewegungen werden langsamer, bald hören sie gänzlich auf, immer mehr schwindet es in der Befruchtungskugel und zergeht auch in dem Maße in derselben, bis nach etwa 3—4 Minuten (in allen Fällen) nichts mehr von ihm zu sehen ist. Diesen Vorgang, so wie ich ihn eben beschreibe, glückte es mir, unter den vielen beobachteten Fällen nur 5 Mal ganz ungestört zu verfolgen, dann nämlich, wenn nur ein Spermatozoid in die Centralzelle eingedrungen war; dieses geschah meist aber nur dann, wenn durch äußere, störende Einflüsse der Zutritt zum Kanal erschwert wurde, so z. B. wenn Luftblasen oder andere fremde Körper den Eingang zu demselben versperrten. In den meisten Fällen folgen auf das erste Spermatozoid noch mehrere andere, und das erste wird, wenn es nicht mit seiner Spitze bereits auf eine gewisse Tiefe eingedrungen ist, durch diese neu ankommenden aus seiner Lage verdrängt. Die Spermatozoiden bewegen sich nun durch einander, und es wird sehr schwer, die einzelnen zu verfolgen. Oft bleiben nur zwei, ja selbst drei Spermatozoiden gleichzeitig mit ihrer Spitze an dem Empfängnissflecke hängen, sie drehen sich schnell um ihre Axe, sich gegenseitig verdrängend, bis dann einer die Oberhand gewinnt und soweit aufgenommen wird, dass seine hinteren Windungen den Empfängnissfleck verdecken. Die übrigen Spermatozoiden werden nun nirgends mehr angehalten und schwärmen noch längere Zeit durch einander. Oft hört ihre Bewegung auf, um nach einigen Augenblicken wieder aufgenommen zu werden; das dauert so etwa 8—10 Minuten, dann kommt alles zur Ruhe; jedes einzelne Spermatozoid bleibt an der Stelle liegen, wo es zur Ruhe gekommen ist, und ist hier noch längere Zeit sichtbar. In einem Falle, wo nur 2 Spermatozoiden in die Centralzelle eingedrungen waren, kam das zweite erst nach, nachdem

das erstere bereits $1^1/_2$ Minuten über der mittleren, empfängnissfähigen Stelle gelegen hatte, und dessen vordere Windungen in die Befruchtungskugel bereits aufgenommen waren. Es konnte dasselbe nicht mehr aus seiner Lage bringen, blieb auch nicht mehr an der mittleren Stelle haften, nachdem dieses erste Spermatozoid an derselben ganz aufgenommen worden war, sondern blieb nach längerem Schwärmen seitwärts auf der Befruchtungskugel liegen. Von dem ersten Spermatozoid war nach 4 Minuten nicht die Spur mehr zu sehen, das zweite wurde erst nach 35 Minuten unsichtbar«.

Bei einer gegliederten Fadenalge, einer Species aus der Gattung Oedogonium, beschreibt JURANYI die Vorgänge in folgenden Worten (Jahrbücher für wiss. Bot. IX. pag. 7—19.):

»Nachdem die Schwärmer $^1/_2$—1 Stunde lang geschwärmt haben, setzen sie sich in Ruhe kommend auf die Oogonien oder wenigstens auf die unmittelbar benachbarten Zellen, und bilden einzellige Zwergmännchen. Die durch die Antheridienzelle der Männchen erzeugten Schwärmer sind also wahre Androsporen. Die Zwergmännchen sitzen gewöhnlich zu 3—6 um oder auf einem Oogonium, es sind aber die Fälle durchaus nicht selten, wo sie das weibliche Geschlechtsorgan zahlreicher umgeben. So habe ich nicht selten Oogonien gesehen, die durch 20—40 ja sogar 50 Zwergmännchen umgeben waren.

»Die auf diese Weise ausgeschlüpften Samenkörper zeigen ein sehr auffälliges Verhalten. Sie zeigen nämlich keine laufende, sondern nur eine herumtastende, zuckend zitternde Bewegung, infolge deren sie auch ihre Lage nur schwerfällig und langsam verändern können. Sie umgeben hierbei eine zickzackförmige Linie beschreibend das Oogonium und fahren in ihrer derartigen Bewegung solange fort, bis sie die Öffnung des Befruchtungsschlauches gefunden haben, oder zu Grunde gehen. — Da diese Spermatozoen eine nicht geringe Contraktilität besitzen, so ändern sie ihre Gestalt während des Schwärmens fortwährend; dem zu Folge sie vor dem Beobachter bald als kugelige, bald wieder als Ei oder stark zugespitzte keilförmige Körperchen erscheinen, die in ihrer eigenthümlichen Bewegung — als würden sie ausruhen — manchmal auf einige Secunden innehalten. Wenn sie frei verbleiben, so kann ihre Bewegung 2—3 Stunden lang dauern.

»Hat nun das Spermatozoon die Öffnung des Befruchtungsschlauches aufgefunden, so begegnet es einem Hindernisse, wodurch das Hineingelangen desselben zur Eizelle erschwert ist. — Die Größe der Samenkörper übertrifft nämlich so sehr die Weite der Öffnung des Befruchtungsschlauches. dass sie durch diese ohne Veränderung ihrer Größe und Gestalt nicht frei durchschlüpfen können. — Zur Besiegung dieses Hindernisses werden nun die Samenkörper durch ihre hochgradige Contraktilität verholfen. — Man sieht nun demgemäß, dass sich der vor der Öffnung des Befruchtungsschlauches befindliche Samenkörper plötzlich zusammenzieht, zugleich aber auch seine Gestalt so verändert, dass. indem er seine Mundstelle mit dem

Haarkranze stark verschmälert und gegen die Öffnung zu hervorstreckt, er selbst dabei keilförmig wird. — Das verschmälerte und zugespitzte Mundstellen-Ende des Samenkörpers wird nun durch die Öffnung des Befruchtungsschlauches langsam hineingezogen, und während sich das eintretende Spermatozoon an seinem Vorderende immer mehr vorstreckt, ist es zugleich sehr klar zu sehen, wie die Cilien des Haarkranzes sich lebhaft peitschenförmig bewegen. — Diese Bewegung der Cilien dauert nun solange, bis das Mundstellenende des Samenkörpers der Oberfläche der Eizelle sich soweit genähert hat, dass die Cilien dieselbe nun erreichen und, die weiche plasmatische Masse der Befruchtungskugel berührend, an derselben haften bleiben. Hierdurch ist nun der Samenkörper festgehalten und kann nicht mehr zurück, es erfolgt nun auch eine Zuckung und der Samenkörper berührt mit seiner Mundstelle die Eizelle. — In demselben Momente, als diese Berührung der beiden Zeugungselemente stattfindet, erhellt das weibliche an der Berührungsstelle, es tritt ein ziemlich großer rundlicher, farbloser und glänzender, an seinen Rändern aber ein wenig durchscheinender Fleck — der Keimfleck — auf, welcher nun die Stelle der Verschmelzung der Zeugungselemente anzeigt, und dessen derartiges Erscheinen und Auftreten bis jetzt bei anderen Pflanzen nicht beobachtet wurde. — Sofort nach dem Auftreten des Keimflecks beginnt nun die Vereinigung des Samenkörpers mit der Masse der Befruchtungskugel, wobei eine starke Contraktion der letzteren und das langsam fortschreitende Hineingleiten des Samenkörpers sehr klar zu beobachten ist. — Die Contraktion der Eizelle äußert sich in solcher Heftigkeit, dass ihre hierdurch verursachte Gestaltänderung zugleich auch die Formveränderung des Oogoniums nach sich zieht.

»Das Hineinschlüpfen des Samenkörpers durch die enge Öffnung des Befruchtungsschlauches, und die Vereinigung desselben mit dem weiblichen Zeugungselement erinnern den Beobachter unwillkürlich und auf das Allerlebhafteste an jene Erscheinungen, welche man bei der Copulation z. B. einer Spirogyra zu beobachten Gelegenheit hat; denn hier wie dort sehen wir,. dass das befruchtende Zeugungselement, um sich mit dem zu befruchtenden vereinigen zu können, durch eine zu seiner Größe im Missverhältnisse stehende enge Öffnung seinen Weg nehmen und seine Gestalt und Größe der es durchlassenden Öffnung anpassen muss, — hier wie dort erfolgt vor und während der Vereinigung der Zeugungsmassen ihre Contraktion und ebenso klar lässt sich auch wegen der auffallend abweichenden Färbung und der Größe der Samenkörper die Vermischung derselben mit der Masse der Eizelle auf das Klarste verfolgen.«

Endlich noch die Beschreibung, welche de Bary und Strasburger (bot. Zeitg. 1877 pag. 748) von dem Verhalten der sexuellen Schwärmsporen oder Gameten von Acetabularia (einer nicht cellulären Meeresalge) geben:

»Ungeachtet die Beobachtungstropfen ein für die Bildung und die Bewe-

gung der Schwärmer durchaus zureichendes Medium zu bilden scheinen, sah ich doch zunächst alle Schwärmer zu Grunde gehen, ohne dass auch nur ein einziger gekeimt hätte. Die Schwärmer rundeten sich dabei ab, bildeten Vacuolen in ihrem Innern, ihre Chlorophyllkörner desorganisirten sich und entließen ihre Stärkekörner, bald glich das Ganze einer Amöbe von unbestimmter Contour, die schließlich in einen granulirten Fleck sich auflöste.

»Die Bewegung der Schwärmer hatte hierbei in den günstigsten Fällen bis 24 Stunden gedauert, im Innern ungeöffneter Sporen verbliebene Schwärmer sah ich sogar öfters nach 48 Stunden in Bewegung. Gewöhnlich pflegte die Desorganisation schon nach wenigen Stunden, in manchen Präparaten nach wenigen Minuten zu beginnen. —

»Der Umstand, dass ich nun auch zwei Sporen erblickte, die dem Aussehen ihrer Blasen nach sich wohl gleichzeitig geöffnet hatten, brachte mich auf den Gedanken, dass die Copulation hier nur zwischen Schwärmern verschiedener Abstammung erfolge. Es vergingen dann Wochen, bis der Zufall, der sich mir einmal günstig gezeigt, nunmehr bewusst zur Anschauung kam. Es gelang das endlich an einem überaus sonnigen und warmen Tage, an dem durch vorhergegangene, warme Witterung vorbereitete, überhaupt zahlreiche Sporen zur Entleerung kamen.

»Ich sah um die Mittagsstunde zwei benachbarte, durchaus nicht von einander unterscheidbare Sporen sich unter meinen Augen öffnen und die Schwärmer Beider in gerader Richtung dem Fensterrande des Tropfens zueilen. Hier bot sich alsbald ein von dem gewöhnlichen durchaus verschiedener Anblick dar.

»Während ich nämlich sonst die Schwärmer einer und derselben Spore in gleichmäßiger Vertheilung sich sichtlich ausweichen sah, bildeten sich jetzt alsbald Copulations-Knoten, wenn ich so sagen darf, nämlich haufenweise Ansammlungen, in welche sich die einzelnen Schwärmer gleichsam hineinstürzten. Solchen Copulationscentren sieht man nun immer neue Paare vereinter Schwärmer enteilen. Öfters haften auch mehr denn zwei an einander. Die Schwärmer stoßen für gewöhnlich mit den vorderen Enden auf einander, legen sich aber sofort seitlich gegen einander um und nun erfolgt die Verschmelzung. Sie beginnt an der Spitze oder nahe derselben und erstreckt sich bald über die ganze Seite. Die Cilien bleiben hierbei frei und thätig, so dass die Copulanten weiter fortfahren, mit den vier Cilien zu schwärmen, ja ihre Bewegung wird besonders stürmisch. Die Schwärmer sind in dem vorerwähnten Falle gleichseitig gerichtet, doch in anderen, nicht eben seltenen Fällen, sieht man sie auch so mit den Seiten verschmelzen, dass ihre Cilienenden einander abgewendet sind. — Auch kann die Vereinigung zunächst in den hinteren Theilen der Schwärmer erfolgt sein, so dass sie nach vorn hin gegen einander divergiren. — Endlich sah ich wohl auch welche, die übers Kreuz verbunden

waren. Hiermit schien mir aber die Mannigfaltigkeit der Fälle für die Doppelpaarung erschöpft zu sein.

»Es können übrigens ausnahmsweise, wie schon erwähnt, auch mehr denn zwei Schwärmer mit einander verschmelzen. Der einfachste Fall war hier wieder der, dass sie sich in gleichartiger Richtung an einander gelegt hatten. Sie arbeiteten dann mit sechs Cilien fort, ähnlich wie einfache Schwärmer vorwärts schreitend. Ich sah auch Complexe, in welche zwei Schwärmer in der gleichen, der dritte in entgegengesetzter Richtung aufgenommen worden war, endlich auch solche, die einer größeren. oft unbestimmten Zahl Schwärmer ihre Entstehung verdankten. Man konnte aus einer annähernd cubischen Masse eine große Anzahl farbloser Stellen hervorstehen sehen und jede ihr Cilienpaar bewegen. Das Ganze zeigte eine unregelmäßige rotirende Bewegung.

»Der rothe Strich der Schwärmer kann in eine jede beliebige Lage bei der Copulation gerathen.

»Nach längerem Schwärmen, das für alle Fälle länger andauert als dasjenige der unverbunden gebliebenen Schwärmer, rundet sich jedes Copulationsprodukt ab. Zunächst kann man noch die farblosen Stellen der copulirten Schwärmer an dem Complex erkennen, auch die Cilien können noch an der Kugel erhalten sein. Dann aber schwinden die farblosen Flecke und Cilien und wir haben vor uns eine von Chlorophyllkörnern grün gefärbte Kugel, an der eine entsprechende Anzahl rother Striche zu unterscheiden ist.«

Vielleicht noch merkwürdiger und überraschender als die vorausgehenden Angaben, die ich ausdrücklich wortgetreu den Originalberichten entnommen habe, sind die neuesten Angaben de Barys in dessen »Untersuchungen über die Peronosporeen und Saprolegnieen« (1881), wo derselbe ein besonderes Kapitel der von ihm festgestellten Thatsache widmet, dass bei diesen Pilzen die Oogonien gewöhnlich zuerst entstehen. ohne dass einstweilen noch die männlichen Befruchtungsschläuche vorhanden wären; diese letzteren aber bilden sich während einer gewissen Entwicklungsstufe des Oogoniums ausschließlich in der Nähe desselben entweder aus einem Zweigschlauch, welcher mit dem Oogonium zu demselben Spross gehört oder gar an anderen Schläuchen, welche genetisch gar nicht mit dem Oogonium verbunden sind, diesem aber hinreichend nahe liegen, um von ihm beeinflusst zu werden. Freilich ist die Entfernung keine große und de Bary giebt an, dass sie ungefähr die Länge eines Oogoniumdurchmessers erreicht. In anderen Fällen wieder wirken die jungen Oogonien verändernd auf das Wachsthum solcher Schläuche ein. an denen sich männliche Antheridien bilden können: »Sobald ein kräftig wachsender derartiger Nebenast, sagt de Bary, in eine bestimmte Distanz von einem jungen Oogonium gelangt, sieht man sein Ende sich diesem zuneigen und dann sich zur Antheridienbildung anlegen.« »Die beschriebene

Ablenkung der Nebenäste, fährt er fort, lässt sich auf keine andere als in den besonderen Eigenschaften des Oogoniums selbst gelegene Ursache zurückführen.«

Mir scheint es kaum zweifelhaft, dass auch die Pollenschläuche der Phanerogamen besonderen Einwirkungen unterliegen, durch welche sie veranlasst werden, mit ihren den Befruchtungsstoff enthaltenden Enden gerade dahin zu wachsen, wo sie die Öffnung der sehr engen Mikropyle auffinden, um endlich bis zur Eizelle vorzudringen. Sonderbarer Weise hat man dieses Verhalten bis jetzt kaum einer Untersuchung werth gefunden. Wenn man bedenkt, wie äußerst versteckt die Mikropyle der Samenknospe gewöhnlich in der Fruchtknotenhöhle sich befindet, wie eng sie ist, wie weit oft der Weg ist, den der Pollenschlauch von der Narbe durch einen langen Griffel bis in den Fruchtknoten hinab zurücklegen muss, wenn man ferner erwägt, dass zur Befruchtung eines Fruchtknotens, der nur eine Samenknospe enthält, schon einige wenige Pollenkörner auf der Narbe genügen, damit ein Pollenschlauch in die Mikropyle gelangt (wie z. B. recht auffallend bei Mirabilis longiflora), dass ferner bei hinreichender Bestäubung der Narbe oft Hunderte und Tausende von Samenknospen in einem Fruchtknoten sämmtlich jede ihren Pollenschlauch empfangen, wenn man ferner beachtet, wie die Pollenschläuche mancher Orchideen frei durch die Höhlung des Fruchtknotens zu den Samenknospen hinwachsen und dgl. mehr, so muss es einleuchten, dass das Eintreffen der Pollenschläuche in den Mikropylen keineswegs dem Zufall preisgegeben bleibt, dass vielmehr bestimmte Einrichtungen vorhanden sein müssen, welche das fortwachsende Pollenschlauchende seinem Bestimmungsort zuführen. Allerdings ist das Gewebe der Narbe uud des Griffels besonders geeignet, den Pollenschläuchen wenigstens kein Hinderniss entgegenzusetzen, wenn sie nach der Fruchtknotenhöhle hinstreben; auch sind in vielen Fällen an der inneren Wandung des Fruchtknotens besondere Organisationsverhältnisse ausgeprägt, die ganz offenbar den Zweck haben, dem Pollenschlauch gewissermaßen den Weg zu zeigen, der ihn bis zu einer Mikropyle führt; allein warum wachsen die Pollenschläuche, wenn sie auf der Oberfläche der feuchten Narbe keimen, direkt in das Gewebe derselben hinein, warum biegen sie aus den Narbenschenkeln in das leitende Gewebe des Griffels ein, warum folgen sie im Fruchtknoten den bezeichneten Wegweisern, wo doch Raum und Gelegenheit wäre, auch auf Abwege zu gerathen u. s. w.? Mir scheint, dass neben den genannten sichtbaren gröberen Organisationsverhältnissen noch unsichtbare Einrichtungen und unbekannte Kräfte vorhanden sind, welche es in erster Linie bestimmen, dass die Pollenschläuche von der Narbe aus ihren Weg bis in die Mikropyle finden. —

XLIV. Vorlesung.

Vererbung und Verschmelzung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften durch die Befruchtung.

Bastarde.

Gewöhnlich findet die sexuelle Vereinigung zwischen zwei Zellen statt, welche entweder von derselben Mutterpflanze oder von zwei Pflanzen derselben Art (Species, Varietät) abstammen; jede der beiden Sexualzellen überträgt also auf den Embryo Eigenschaften derselben Art und es lässt sich somit nicht feststellen, welche von diesen Eigenschaften das männliche und welche das weibliche Element in die neue Pflanze hineinträgt.

Ganz anders wenn die Befruchtung zwischen zwei verschiedenen Pflanzenarten stattfindet; in diesem Fall bringt die männliche Fortpflanzungszelle andere Eigenschaften in die Vereinigung als die Eizelle und wenn überhaupt eine solche Verschmelzung verschiedenartiger Sexualzellen möglich ist, wenn daraus ein entwicklungsfähiger Embryo entsteht, so muss es sich zeigen, in welcher Weise nun die von den verschiedenen Eltern abstammenden verschiedenen Eigenschaften sich auf die Nachkommen vererben und mit einander sich verbinden; es muss sich zeigen, ob und welche Eigenschaften in dem Nachkommen von derjenigen Pflanze abstammen, welche das männliche Befruchtungselement lieferte und welche von ihnen durch die weibliche Zelle ihm übertragen worden sind. Die Erfahrung zeigt, dass verschiedene Pflanzenarten sich mit Erfolg sexuell verbinden können; eine solche Verbindung nennt man Hybridation oder Bastardirung, das Produkt derselben den Bastard; je nachdem sich verschiedene Varietäten einer Species, verschiedene Species einer Gattung, zwei Species verschiedener Gattungen sexuell verbunden haben, kann das daraus hervorgehende hybride Produkt als Varietätenbastard, Speciesbastard und Gattungsbastard bezeichnet werden.

Von Kryptogamen sind nur wenige Bastarde mit Sicherheit bekannt; THURET (Ann. des sc. nat 1855) erhielt hybride Keimpflanzen, als er die Eier von Fucus vesiculosus mit den Zoospermien von Fucus serratus ver-

mischte. In einigen anderen Kryptogamenabtheilungen hat man Formen gefunden, aus deren Eigenschaften man auf ihren hybriden Ursprung schließt; so führt A. BRAUN (Verjüngung, p. 329) Bastarde an von den Laubmoosen: Physcomitrium pyriforme mit Funaria hygrometrica und Physcomitrium fasciculare mit Funaria hygrometrica, ferner Farnkrautbastarde von Gymnogramme chrysophylla und Gymnogramme calomelaena, Gymnogramme chrysophylla mit Gymnogramme distans, von Aspidium filix mas mit Aspidium spinulosum.

Für wissenschaftliche Betrachtungen über die Hybridation, die zugleich das Wesen der Sexualität überhaupt deutlicher erkennen lässt, sind indessen vorzugsweise die durch künstliche Übertragung des Pollens gewonnenen Bastarde der Phanerogamen werthvoll. NAEGELI [1]) hat die Resultate von vielen Tausenden von Bastardirungen zusammengestellt, welche von KÖLREUTER schon im vorigen Jahrhundert, später von KNIGHT, GÄRTNER, HERBERT, WICHURA und anderen Beobachtern ausgeführt worden sind; dieser kritisch gesichteten Zusammenstellung NAEGELI's entnehme ich vorzugsweise die hier folgenden Angaben.

1) Nur solche Pflanzenformen, die sytematisch nahe verwandt sind, können mit einander Bastarde bilden; am leichtesten und vollständigsten schlägt die Bastardbefruchtung gewöhnlich an zwischen verschiedenen Varietäten derselben Species; schwieriger, wenn auch in vielen Fällen möglich, ist die Erzeugung von Bastarden zwischen zwei verschiedenen Species derselben Gattung: nur wenige Fälle sind von Bastarden solcher Species bekannt, welche in verschiedene Gattungen gestellt werden, und es ist wahrscheinlich, dass solche Species, deren eine die andere mit Erfolg befruchtet, in dieselbe Gattung zusammenzustellen sind. — Die Fähigkeit der Species, Bastarde zu bilden, ist übrigens bei verschiedenen Ordnungen, Familien und Gattungen der Angiospermen in sehr verschiedenem Grade vorhanden; der Bastardirung günstig sind im Allgemeinen die Liliaceen, Irideen, Nyctagineen, Lobeliaceen, Solanaceen, Scrophularieen, Gesneriaceen, Primulaceen, Ericaceen, Ranunculaceen, Passifloreen, Cacteen, Caryophylleen, Malvaceen, Geraniaceen, Oenothereen, Rosaceen, Salices. Die hybride Befruchtung der Arten gelang gar nicht oder nur ausnahmsweise bei den Gramineen, Urticaceen, Labiaten, Convolvulaceen, Polemoniaceen, Ribesiaceen, Papaveraceen, Cruciferen Hypericineen, Papilionaceen. — Auch die Gattungen derselben Ordnung oder Familie verhalten sich verschieden. Unter den Caryophylleen lassen sich die Arten von Dianthus leicht, diejenigen von Silene schwer bastardiren; unter den Solanaceen sind die Arten von Nicotiana und von Datura zu hybrider Befruchtung geneigt, nicht aber diejenigen von Solanum, Physalis, Nycandra; unter den Scrophularieen die Arten von Verbascum, Digitalis, nicht aber Pentastemon, Linaria, Antirrhinum, unter den Rosaceen die Arten von Geum, nicht aber Potentillla.

Hybridation zwischen verschiedenen Gattungen wurden beobachtet

zwischen Lychnis und Silene, Rhododendron und Azalea, Rhododendron und Rhodora, Azalea und Rhodora, Rhododendron und Kalmia, Rhododendron und Menziesia, Aegilops und Triticum, Echinocactus, Cereus und Phyllocactus, wozu noch einige wildwachsende, wahrscheinlich als Gattungsbastarde zu deutende Formen kommen.

2) Außer der nahen systematischen Verwandtschaft entscheidet über die Möglichkeit der Bildung von Bastarden noch ein bestimmtes Verhältniss der betreffenden Pflanzen zu einander, welches sich nur durch den Erfolg der Bastardbefruchtung ausspricht und mit NAEGELI als sexuelle Affinität bezeichnet werden kann. Die sexuelle Affinität geht mit der äußeren Ähnlichkeit der Pflanzen nicht immer parallel; so ist es z. B. noch nicht gelungen, Bastarde von Apfel- und Birnbaum, von Anagallis arvensis und caerulea, von Primula officinalis und elatior, von Nigella damascena und sativa und anderen systematisch sehr ähnlichen Species derselben Gattung zu erzielen, während in anderen Fällen sehr unähnliche Formen sich vereinigen, so z. B. Aegilops ovata mit Triticum vulgare, Lychnis diurna mit Lychnis flos cuculi, Cereus speciosissimus und Phyllocactus Phyllanthus, Pfirsich und Mandel. In noch auffallenderer Weise wird die Verschiedenheit der sexuellen Affinität und systematischen Verwandtschaft dadurch bewiesen, dass zuweilen die Varietäten derselben Species unter sich ganz oder theilweise unfruchtbar sind, z. B. Silene inflata var. alpina mit var. angustifolia; var. latifolia mit var. litoralis u. a.

3) Wenn eine sexuelle Vereinigung zweier Species *A* und *B* möglich ist, so kann gewöhnlich *A* mit dem Pollen von *B* und ebenso *B* mit dem Pollen von *A* Bastarde liefern (reciproke Hybridation); es giebt aber auch Fälle, wo die Species *A* nur als Vater, die Species *B* nur als Mutter möglich ist, indem die Bestäubung von *A* mit dem Pollen von *B* erfolglos bleibt. So fand THURET, dass, wie schon erwähnt, Fucus vesiculosus mit den Zoospermien von Fucus serratus Bastarde liefert, während die Vermischung der Eier von Fucus serratus mit den Spermatozoiden von Fucus vesiculosus erfolglos bleibt; nach GÄRTNER ist Nicotiana paniculata mit dem Pollen von Nicotiana Langsdorfii zur Bildung hybrider Samen sehr geneigt, während Nicotiana Langsdorfii mit dem Pollen von Nicotiana paniculata keine Samen bildet. KÖLREUTER konnte von Mirabilis Jalappa mit dem Pollen von Mirabilis longiflora leicht Samen gewinnen, aber mehr als 200 Bestäubungen von Mirabilis longiflora durch Mirabilis Jalappa während acht Jahren blieben erfolglos.

4) Die sexuelle Affinität bietet die verschiedensten Abstufungen dar; das eine Extrem liegt in der völligen Erfolglosigkeit der Bestäubung mit dem Pollen einer anderen Varietät oder Species, derart, dass nicht einmal die Pollenschläuche in die Narbe eindringen und die bestäubte Blüthe sich wie eine nicht bestäubte verhält; das andere Extrem zeigt sich in der Bildung von zahlreichen Bastarden, welche sich nicht nur kräftig entwickeln.

sondern auch geschlechtlich fortpflanzen. Zwischen beiden Extremen kommen die mannigfaltigsten Abstufungen und Übergänge vor. Die geringsten Grade der Einwirkung andersartigen Pollens liegen darin, dass nur an den Blüthentheilen der Mutterpflanze selbst verschiedene Veränderungen stattfinden, indem der Fruchtknoten, oder dieser und die Samenknospe wachsen, ohne dass ein Embryo gebildet wird; ein höherer Grad der Wirkung macht sich in der Bildung reifer, normaler Früchte mit embryohaltigen Samen bemerklich, die Embryonen sind aber nicht keimungsfähig; eine Steigerung tritt dann ferner bezüglich der Anzahl reifer entwicklungsfähiger Embryonen in dem bestäubten Fruchtknoten ein (vergl. HILDEBRAND: Bastardirungsversuche an Orchideen in Bot. Zeitung 1865, Nr. 31).

5) Wenn gleichzeitig verschiedene Arten von Blüthenstaub auf dieselbe Narbe übertragen werden, so wirkt nur eine Pollenart befruchtend, es ist diejenige, der man die größte sexuelle Affinität zuschreiben darf. Da nun im Allgemeinen der Pollen auf die Befruchtung einer anderen Blüthe derselben Species am günstigsten einwirkt, da mit anderen Worten die sexuelle Affinität zwischen den Blüthen oder Individuen derselben Species ein Maximum erreicht, so wirkt bei gleichzeitiger Bestäubung der Narbe mit Pollen derselben und dem einer anderen Species nur ersterer befruchtend; da andererseits die Bastardirung zwischen Varietäten zuweilen günstiger wirkt, als die Befruchtung einer Varietät mit sich selbst, so kann in diesem Falle der andersartige Pollen den eigenartigen von der Befruchtung ausschließen. — Kommen verschiedene Arten von Pollen ungleichzeitig auf eine Narbe, und ist der später hinzutretende von größerer sexueller Affinität, so kann er nur dann noch befruchtend wirken, wenn der zuerst eingedrungene noch nicht befruchtend oder störend eingewirkt hat; Bastardbefruchtung kann bei Nicotiana schon nach zwei Stunden, bei Malva und Hibiscus schon nach drei Stunden, bei Dianthus nach fünf bis sechs Stunden nicht mehr durch den eigenen Pollen verhindert werden.

6) Der Bastard steht seinen systematischen Merkmalen nach zwischen den verschiedenen elterlichen Formen; meist hält er ziemlich die Mitte, seltener ist er einer der beiden Stammformen ähnlicher als der anderen, was bei den Varietätsbastarden auffallender vortritt, als bei den Artbastarden; daraus folgt, dass bei reciproken Bastarden der Arten *A* und *B*, der Bastard *AB* dem Bastard *BA* im Allgemeinen äußerlich gleich ist, doch können beide innerlich gewisse Verschiedenheiten zeigen; so ist nach GÄRTNER der Bastard Nicotiana paniculato-rustica fruchtbarer als der reciproke Bastard Nicotiana rustico-paniculata; eine innere Verschiedenheit reciproker Bastarde spricht sich auch darin aus, dass der eine variabler ist als der andere; so ist nach GÄRTNER die Nachkommenschaft von Digitalis purpureo-lutea variabler als diejenige von D. luteo-purpurea, diejenige von Dianthus pulchello-arenarius variabler als die von D. arenario-pulchellus.

Wenn zwei Arten *A* und *B* Bastarde bilden, und die eine Art *A* übt auf die Form und Eigenschaften des Bastards einen größeren Einfluss als die andere Art *B*, so muss der Bastard bei seiner und seiner Nachkommen Befruchtung durch *A* rascher in die Stammform *A* übergeführt werden, als er durch die Befruchtung mit *B* in die Stammform *B* übergeht; so wurde nach GÄRTNER der Bastard von Dianthus chinensis und Dianthus caryophyllus bei wiederholter Befruchtung durch letzteren nach 3—4 Generationen in D. caryophyllus übergeführt, während die Befruchtung mit Dianthus chinensis erst nach fünf bis sechs Generationen Nachkommen von der Form des Dianthus chinensis lieferte.

7) Die Merkmale der Stammformen werden in der Regel so auf den Bastard übertragen, dass in jedem Merkmal sich der Einfluss beider Eltern kundgiebt, es findet eine gegenseitige Durchdringung (Fusion) der verschiedenen Merkmale statt; bei den Speciesbastarden ist dies entschiedener als bei den Varietätbastarden ausgesprochen; bei letzteren treten zuweilen gewisse unwesentliche Merkmale der Eltern getrennt neben einander auf; statt einer entsprechenden Mischfarbe der Blüthen z. B. verschiedenartige Streifen und Flecken; ein Bastard, den SAGERET aus Cucumis Chate (weiblich) mit Cucumis Melo Cantalupus (der eine netzförmige Schale besaß) erzog, zeigte gelbes Fruchtfleisch, netzförmige Zeichnung der Schale, ziemlich starke Rippen wie der Vater, weißen Samen und sauren Geschmack wie die Mutter; ein anderer Bastard dieser beiden Arten hatte dagegen den süßen Geschmack und das gelbliche Fruchtfleisch des Vaters, die weißen Samen und die glatte Fruchtschale der Mutter. In diese Kategorie gehört auch der Bastard von Cytisus Laburnum mit Cytisus purpureus, dessen Zweige bald der einen, bald der andern Stammform ganz oder theilweise gleichen. Ich fand ein sehr wahrscheinlich hybrides Antirrhinum majus, dessen Blüthenstand auf der einen Seite der Spindel nur einförmig dunkelrothe, auf der anderen gelbe Blüthen trug; zwischen beiden Hälften der Inflorescenz stand eine Blüthe, die halb roth und halb gelb gefärbt war.

8) Neben den ererbten Eigenschaften besitzt der Bastard gewöhnlich noch neue Merkmale, durch die er sich von beiden Stammformen unterscheidet: eine neue Eigenschaft des Bastards, zumal des Varietätsbastards, ist z. B. die Neigung stärker zu variiren, als es die Stammform thut: die Speciesbastarde sind in ihrer Sexualität meist geschwächt, die von nahe verwandten Species sind dabei in ihrem Wuchs oft kräftiger als die beiden Stammformen, während die Bastarde entfernterer Arten sich kümmerlicher entwickeln. Das luxurirende Wachsthum von Bastarden nahe verwandter Arten spricht sich in der Bildung zahlreicherer und größerer Blätter, höherer und kräftigerer Stengel, reicherer Bewurzelung, zahlreicherer Sprosse (Stolonen, Ableger) u. s. w. aus. Die Bastarde haben auch die Neigung, eine längere Lebensdauer anzunehmen, aus ein- und zweijährigen

Eltern entstehen mehr- und vieljährige Bastarde, dies wahrscheinlich aber infolge der meist geringen Samenbildung; außerdem zeichnen sich die Bastarde dadurch aus, dass sie früher zu blühen anfangen, dass sie es länger und reichlicher thun als die Stammformen; zuweilen bilden sie außerordentliche Mengen von Blüthen, welche zudem größer, auch wohlriechender, intensiver gefärbt und von längerer Dauer sind; die Blüthen der Bastarde haben eine Neigung sich zu füllen, ihre Geschlechtsblätter zu vermehren und sie corollinisch auszubilden. — Neben diesem luxurirenden Wuchs ist die Sexualität meist geschwächt und zwar in den verschiedensten Abstufungen: »Die Staubgefäße sind bei den einen äußerlich zwar vollkommen ausgebildet, aber ganz oder theilweise unfruchtbar, indem die Pollenkörner nicht die gehörige Ausbildung erreichen; bei anderen sind die ganzen Staubgefäße verkümmert und auf kleine Rudimente reducirt. — Die Stempel (Carpelle, Fruchtknoten) der Bastarde lassen sich in den meisten Fällen äußerlich von denen der elterlichen Arten nicht unterscheiden, aber ihre Ovula haben keine oder nur geringe Conceptionsfähigkeit; es werden keine Keimbläschen gebildet, oder der Embryo, der aus den Keimbläschen sich zu entwickeln beginnt, stirbt früher oder später ab. Im günstigsten Falle, wenn keimfähige Samen gebildet werden, so sind sie in geringerer Menge vorhanden, und sie bekunden in der langsamen Keimung und in der kürzeren Dauer der Keimfähigkeit eine gewisse Schwäche« (NAEGELI). Die Schwächung der Sexualität ist bei manchen Varietätsbastarden kaum bemerklich, bei anderen gering, sie steigert sich im Allgemeinen um so mehr, je entfernter die systematische Verwandtschaft und sexuelle Affinität der Eltern ist. Wenn die Artbastarde durch Selbstbestäubung Samen zu bilden vermögen, so vermindert sich bei fortgesetzter Selbstbestäubung die Fruchtbarkeit meist von Generation zu Generation, eine Erscheinung, die vielleicht weniger auf der sexuellen Schwäche der Bastarde, als vielmehr auf dem Umstande beruht, dass man wahrscheinlich die Blüthen der Bastarde oft mit sich selbst, statt mit anderen Blüthen oder mit anderen Individuen gleicher Bastarde befruchtet hat. — Im Allgemeinen kann nach NAEGELI die Regel gelten, dass die männlichen Organe der Speciesbastarde in höherem Grade geschwächt sind als die weiblichen, doch giebt es Ausnahmen.

9) »Im Allgemeinen variiren die Bastarde in der ersten Generation um so weniger, je weiter die elterlichen Formen in der Verwandtschaft von einander entfernt sind, also die Artbastarde weniger als die Varietätsbastarde; jene zeichnen sich oft durch eine große Einförmigkeit, diese durch eine große Vielförmigkeit aus. Wenn die Bastarde sich selbst befruchten, so vermehrt sich die Variabilität in der zweiten und den folgenden Generationen um so mehr, je vollständiger sie in der ersten mangelte; und zwar treten um so sicherer, je weiter die Stammformen aus einander liegen, drei verschiedene Varietäten auf: eine, die dem ursprünglichen Typus ent-

spricht, und zwei andere, die den Stammformen ähnlicher sind. Diese Varietäten haben aber, wenigstens in den nächsten Generationen, wenig Constanz, sie verwandeln sich nicht in einander; ein wirkliches Zurückschlagen zu einer der beiden Stammformen (bei reiner Inzucht) findet vorzüglich dann statt, wenn die Stammformen sehr nahe verwandt sind, also bei den Bastarden der Varietäten und der varietätähnlichen Arten. Wenn es bei anderen Specialbastarden vorkommt, so scheint es auf diejenigen Fälle beschränkt zu sein, wo eine Art einen überwiegenden Einfluss bei der hybriden Befruchtung ausgeübt hat« (Naegeli).

10) Wird ein Bastard mit einer seiner Stammformen, oder mit einer andern Stammform, oder mit einem Bastarde anderer Abstammung sexuell vereinigt, so entsteht ein abgeleiteter Bastard, der seinerseits wieder mit einer der Stammformen oder mit Bastarden anderer Abstammung vereinigt werden kann. Findet die Vereinigung eines Bastards mit einer seiner Stammformen statt, und wird der so erhaltene abgeleitete Bastard wieder mit derselben Stammform vereinigt und dies durch mehrere Generationen fortgesetzt, so nehmen die abgeleiteten Nachkommen immer mehr von den Eigenschaften der einen Stammform in sich auf und werden dieser endlich vollkommen gleich, der abgeleitete Bastard kehrt in die zur Ableitung benutzte Stammform zurück; je nachdem die eine oder die andere der beiden Stammformen zur Ableitung benutzt wird, sind mehr oder minder viele Generationen nöthig, damit der abgeleitete Bastard der einen Stammform gleich werde; aus diesem Verhalten hat Naegeli numerische Ausdrücke (Erbschaftsformeln) abgeleitet, welche in Zahlen angeben, wie groß der Einfluss einer Art bezüglich der Vererbung der Eigenschaften bei der Bastardirung ist. In dem Maße, wie der abgeleitete Bastard sich der einen Stammform nähert, nimmt seine Bastardnatur mehr und mehr ab, und zumal steigert sich seine Fruchtbarkeit.

Wird ein Bastard mit einer neuen Stammform oder mit einem Bastarde anderer Art sexuell vereinigt, so entsteht ein abgeleiteter Bastard, in welchem drei, vier oder mehr Species (oder Varietäten) verschmolzen sind; Wichura hat selbst sechs verschiedene Weidenarten zu einem abgeleiteten Bastarde vereinigt. Derartige Bastarde, die man wohl besser als combinirte Bastarde bezeichnen könnte, folgen bezüglich ihrer Form und ihres sonstigen Verhaltens im Allgemeinen den Regeln, welche für die einfachsten Bastarde angegeben wurden; die combinirten Bastarde werden um so steriler, je mehr verschiedene Stammformen in ihnen vereinigt sind, auch sind sie gewöhnlich sehr variabel; Wichura zeigte aus seinen und aus Gärtner's Beobachtungen, dass die Zeugungsprodukte des hybriden Pollens variabler (vielgestaltiger) als die des Pollens echter Arten sind.

Im Vorausgehenden wurde die Bastardirung nur von ihrer theoretischen Seite aus betrachtet; dass sie auch praktisch werthvoll ist, zeigen die unzähligen Bastarde von schönblühenden Gartenpflanzen, die längst

eine Zierde unserer Gärten bilden und von Jahr zu Jahr durch neue Formen vermehrt werden. Vielleicht die praktisch wichtigsten aller Bastardpflanzen sind aber die hybriden Formen der Weinrebe; neben den Weiden (Salix) dürfte es wenige andere Pflanzengattungen geben, deren Arten unter sich so leicht bastardiren, wie die der Gattung Vitis. Der in Europa kultivirte Weinstock, Vitis vinifera, stammt aus Vorderasien; zahlreiche andere Arten wachsen in Nordamerika wild. Seit der Zeit, wo die Reblaus (Phylloxera) besonders die französischen Weinberge verwüstet, haben nun die amerikanischen Reben und ihre Bastarde unter sich und mit unserer alten Kulturspecies deshalb große praktische Bedeutung gewonnen, weil manche unter ihnen den Angriffen der Reblaus widerstehen und den Weinzüchtern ein Mittel zur ferneren Weinkultur darbieten. Mein Freund A. MILLARDET, Prof. der Botanik in Bordeaux, seit 10 Jahren mit dem Studium der durch die Reblaus verursachten Verwüstungen in den Weinbergen Frankreichs beschäftigt, hat die Frage der Resistenz der amerikanischen Rebarten und ihrer Bastarde zum Gegenstand ganz specieller Untersuchungen gemacht und theilt mir auf meinen Wunsch Folgendes über die Bastardirungen innerhalb der Gattung Vitis mit:

»Die Gattung Vitis ist eine von denen, deren sexuelle Arten-Vermischung sehr weitgeht und genau festgestellt ist.

»In Nordamerika findet man folgende Arten der Weinrebe: Vitis rupestris, östlich vom Laufe des Missisippi und längs der Ufer des Missouri bis Texas. — Vitis riparia, fast auf dem ganzen Gebiet von Nordamerika von Canada bis Texas, und vom Felsengebirge bis zum Atlantischen Ocean. — Vitis cordifolia im Centrum und Süden der Union und in Texas. — Vitis monticola in Texas und Neu-Mexico. — V. cinerea (V. aestivalis var. cinerea) vom Missouri bis Texas. — V. aestivalis im Centrum und Süden der Union. — V. Lincecumii, Südliche Union und Texas. — V. labrusca, Ostseite der Union von den Alleghani bis zum atlantischen Ocean. — V. candicans im Süden der Union und in Texas. — V. caribaea in Florida (?) — V. californica in Californien und V. arizonica in Arizona. — V. rotundifolia im Süden der Union.

»Ein sorgfältiges Studium der wilden Reben, welche jährlich millionenweise aus den Strecken der Union (besonders von Missouri und aus Texas) nach Frankreich importirt werden, führt mich zu der Behauptung, dass alle diese Arten (ausgenommen die vier letzten, die ich bisher nicht mit der nöthigen Sorgfalt untersuchen konnte) geeignet sind, sich unter einander zu kreuzen (zu bastardiren) und zwar in der eigensinnigsten Weise. Ich habe bis jetzt folgende Kreuzungen kennen gelernt: Riparia mit rupestris (Missouri?) — Riparia mit candicans (Jowa). — Rupestris mit candicans (Texas). — Cordifolia mit candicans (Indianisches Territorium). — Cordifolia mit rupestris (ebenso). — Cordifolia mit aestivalis (Missouri). — Cordifolia mit cinerea (Missouri). — Aestivalis und cinerea (ebenso). — Aestivalis und candicans (Südwest von Missouri).

»Alle diese Bastarde sind binäre; ich habe jedoch auch folgende ternäre erkannt: die Varietas »Solonis« (Arkansas?) als Hybride von riparia, rupestris und candicans; V. aestivalis mit großen Beeren, die HERMANN JÄGER im wilden Zustand im Südwesten von Missouri und benachbarten Ländern fand; bei manchen Hybriden von aestivalis und candicans ist auch V. Lincecumii mit eingeflossen.

»Dies sind die Resultate meiner (MAILLARDETS) Untersuchungen an den in der Union wild wachsenden Reben. Das Studium der in den Weingärten desselben Landes kultivirten Reben hat zu ähnlichen Resultaten geführt: vielleicht keine einzige der von mir beobachteten Sorten ist ein reiner Nachkomme irgend einer wilden Species, trotz allem was die Züchter, Ampelographen und Botaniker sagen mögen: alle sind Produkte von mehr oder minder verwickelten Kreuzungen, bei welchen die europäische Rebe (deren Kultur in der Union zu verschiedenen Zeiten versucht worden ist) oft mitgewirkt hat. Ich will als Beispiele nur die wichtigsten dieser spontanen wilden Bastarde anführen:

»Der sogenannte »Clincton« ist ein Bastard von V. riparia und labrusca und »Taylor, Elvira, Noah, Franklin« sind von derselben Composition. York Madeira ist ein Bastard von labrusca und aestivalis.

Eumelan, Alvey, Norton's Virginia, Cynthiana etc. ebenso.

Delavare ist ein Bastard von labrusca, vinifera und aestivalis.

Jacquez ist ein Bastard von aestivalis, vinifera und cinerea (?).

Cunningham, Rulander, Herbemont sind Bastarde von aestivalis, cinerea und vinifera.

»Endlich die jetzt Gaston-Bazille genannte Rebe (deren amerikanischer Name verloren ist) bot eine noch complexere Zusammensetzung; sie ist ein Bastard von labrusca, aestivalis, rupestris und riparia.

»Diese von wissenschaftlicher Seite so interessanten Thatsachen haben zugleich eine beträchtliche Bedeutung, wie man aus Folgendem ersieht:

»Experimentelle Untersuchung hat mir gezeigt, dass (abgesehen von labrusca, Lincecumii und candicans) alle bisher genannten Species der Phylloxera absolut widerstehen und dass die Widerstandsfähigkeit der Hybriden von ihrer Zusammensetzung abhängt; so ist z. B. ein Bastard von riparia und rupestris absolut widerstandsfähig gegen das Insekt, während ein Bastard von riparia und labrusca (Clinton, Taylor), von aestivalis oder cinerea und vinifera (Jacquez, Cunningham, Rulander) eine verminderte oder ungenügende Resistenz gegen das Insekt besitzt, dem keine Varietät von V. vinifera widersteht.

»Eine andere sehr beachtenswerthe Thatsache ist folgende:

»Alle Rebsorten der Union (ausgenommen V. californica und arizonica) sind einem Klima angepasst, welches viel feuchter ist, als das feuchteste, das in Europa zu finden wäre; sie sind folglich viel resistenter gegen alle Angriffe von Pilzen — Oidium, Anthracose, Mildew (Peronospora viticola

— als unsere europäischen Varietäten von Vitis vinifera. Dazu findet sich, dass die gegen diese Übel resistentesten zugleich diejenigen Arten sind, welche zugleich der Phylloxera durchaus widerstehen (riparia, rupestris, cordifolia, cinerea u. s. w.).

»Von dieser Erfahrung ausgehend, habe ich (MILLARDET) zuerst den Vorschlag gemacht, als Gegenmittel sowohl gegen die Phylloxera, wie gegen die erwähnten Pilzkrankheiten die Hybridation unserer europäischen Rebe (V. vinifera) mit verschiedenen amerikanischen anzuwenden. Alle diese Bastarde widerstehen bis zu gewissem Grade gleichzeitig der Phylloxera und den schädlichen Pilzen. Es wird nur darauf ankommen, die besten und resistentesten auszusuchen. Nur durch dieses Mittel wird die Weinkultur wieder möglich werden in Gegenden mit feuchtem Sommerklima, wo die Peronospora viticola ihre Verheerungen macht, wie in den Niederungen der Garonne, der Westküste von Portugal, an verschiedenen Orten Italiens, Algeriens und der Schweiz. Die zahlreichen Versuche, welche ich in dieser Richtung seit zwei ein halb Jahren gemacht habe, werden voraussichtlich bestätigen, dass es möglich ist, unseren Weingärten eine hinreichende Widerstandskraft gegen alle genannten Übel zu verleihen, selbst die Phylloxera nicht ausgenommen; ich besitze gegenwärtig mehr als zweihundert neue Bastarde, die sicheres Zeugniss dafür ablegen.

»Es erübrigt aber noch, zu wissen, was die Qualität der Frucht sein wird; aber auch in dieser Beziehung habe ich die feste Hoffnung, zu einem befriedigenden Ergebniss zu gelangen, Dank der Localisation der Hybriden bei den Vitisbastarden. Ich habe z. B. die Überzeugung, dass man unter einer gewissen Anzahl von Bastarden der Chasselas und der Vitis riparia ein Individuum finden kann mit Früchten, welche denen der Chasselas, mit Blättern, ähnlich denen von riparia (resistent gegen Pilze) und mit Wurzeln ähnlich denen der letztgenannten Art (widerstandsfähig gegen Phylloxera). — Analoge Fälle, auf die ich hier nicht eingehen kann, autorisiren mich hinreichend zu dieser Annahme.

»Alles zusammengefasst, berechtigen mich gegenwärtig meine Untersuchungen dazu, zweierlei zu behaupten:

1) Alle Varietäten des europäischen Weinstockes sind im Stande, mit allen amerikanischen Arten von Vitis ohne Ausnahme zu bastardiren. Die Complication dieser Kreuzungen kann wahrscheinlich sehr groß sein, denn es ist ebenso leicht, quaternäre wie binäre Hybriden herzustellen.

2) Schon von der ersten Generation ab kann man Bastarde erhalten, welche mit großer Widerstandskraft gegen Phylloxera und Pilze begabt sind.« (MILLARDET).

Anmerkung zur XLIV. Vorlesung.

Die ersten Pflanzenbastarde wurden von CHRISTIAN GOTTLIEB KÖLREUTER hergestellt und sorgfältig beschrieben. Er beschäftigte sich sehr lange mit diesem Thema und zwar so gründlich, dass spätere Forscher im Grunde nur noch Unwesentliches hinzufügen konnten. Sein Hauptwerk führt den Titel: »Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen« Leipzig 1761, Fortsetzungen dazu 1763, 1764 und 1766.

Die hervorragendsten späteren Arbeiten sind:

WILLIAM HERBERT, »Amaryllidaceae preceded by etc. and followed by a treatise of crossbred vegetables« (London 1837).

»GÄRTNER, »Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich« (Stuttgart 1849).

WICHURA, »Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden« (mit 2 Tafeln in Naturselbstdruck Breslau 1865).

NAEGELI in den Sitzungsber. d. kgl. bay. Ak. der Wiss. in München 1865, 15. Dezember und 1866, 13. Januar.

CHARLES DARWIN, »Results of Cross and Self Fertilization in the vegetable Kingdom (London 1879).

XLV. Vorlesung.

Einfluss der Abstammung der Sexualzellen derselben Species auf den Erfolg der Befruchtung.

Die männlichen und weiblichen Zellen oder die sie erzeugenden Organe entstehen entweder dicht neben einander oder weiter entfernt auf derselben Pflanze, oder sie entstehen auf verschiedenen Exemplaren derselben Pflanzenart; die Sexualzellen derselben Pflanzenart können also ihrer Abstammung nach mehr oder minder nahe verwandt sein, sie können sich zu einander verhalten wie Geschwister, wie Geschwisterkinder oder wie deren Enkel und Urenkel u. s. w. — Es fragt sich nun, welchen Einfluss diese Verwandtschaft in der Abstammung der männlichen und weiblichen Zellen auf den Erfolg der Befruchtung geltend macht. Gegenwärtig lässt sich zwar in dieser Beziehung kein allgemeines Gesetz aussprechen, aber die weit überwiegende Mehrzahl der Erscheinungen deutet darauf hin, dass die geschlechtliche Vereinigung sehr nahe verwandter Sexualzellen gewöhnlich vermieden wird, und zwar um so mehr, je weiter die morphologische und sexuelle Differenzirung fortschreitet. Nur bei wenigen niederen Pflanzen kommt es vor, dass die sich fruchtbar vereinigenden Sexualzellen Schwesterzellen sind; so z. B. bei Rhynchonema unter den Conjugaten; aber schon bei den meisten anderen Algen und Pilzen sind die Sexualzellen derselben Pflanze von entfernterer Verwandtschaft (Spirogyra, Oedogonien, Fucus platycarpus u. a.), und überall da, wo die Befruchtung durch aktiv oder passiv bewegliche Zoospermien vermittelt wird, ist wenigstens die Möglichkeit gegeben, dass sie mit Eizellen von entfernterer Abkunft zusammentreffen: schon bei den Vaucherien, wo das Antheridium die Schwesterzelle des Oogoniums ist, deutet die Krümmung des ersteren und die Richtung, in welcher die Zoospermien entleert werden, darauf hin, dass die Befruchtung gewöhnlich nicht zwischen den neben einander stehenden, sondern zwischen entfernteren Organen oder selbst zwischen denen verschiedener Exemplare stattfindet.

Das Streben, nur Sexualzellen von möglichst verschiedener Abstam-

mung innerhalb derselben Art zur Befruchtung zuzulassen, macht sich durch sehr verschiedene Einrichtungen geltend; in einfachster Weise zunächst dadurch, dass auf jedem Exemplar der Pflanze nur männliche oder nur weibliche Organe erzeugt werden; zwischen den beiden zur Vereinigung kommenden Sexualzellen liegt also der ganze Entwicklungsprocess der beiden betreffenden Pflanzen, wenn sie von derselben Mutterpflanze, und eine noch längere Entwicklungsreihe, wenn die betreffenden Pflanzen selbst von verschiedenen Mutterpflanzen abstammen. Diese Vertheilung der Geschlechter, die wir allgemein als diöcische bezeichen können, findet sich nun in allen Klassen und Ordnungen des Pflanzenreichs verbreitet, und eben diese Verbreitung weist darauf hin, dass es eine für die Erhaltung der verschiedensten Arten nützliche Einrichtung ist; so finden wir den Diöcismus bei vielen Algen, z. B. den meisten Fucaceen, bei manchen Characeen, bei vielen Muscineen, am Prothallium mancher Farne, der meisten Equiseten, ferner bei vielen Gymnospermen und Angiospermen.

Ist der Pflanzenkörper, welcher die Sexualorgane producirt, an sich schon groß oder doch reich gegliedert, so wird eine weit entfernte Verwandtschaft der beiderlei Sexualzellen schon dadurch erreicht, dass sich die männlichen auf anderen Zweigen als die weiblichen entwickeln; auch dieses Verhältniss, welches allgemein als Monöcismus bezeichnet werden kann, ist im Pflanzenreiche weit verbreitet [manche Algen, viele Muscineen, sehr viele Gymnospermen und Angiospermen].

Aber auch das für den oben ausgesprochenen Satz scheinbar ungünstigste Verhältniss ist im Pflanzenreich häufig realisirt, indem die Geschlechtsorgane dicht beisammen entstehen, die Sexualzellen also von naher, wenn auch nicht immer nächster Abstammung sind; so producirt derselbe Zellenfaden der Algengattung Oedogonium männliche und weibliche Zellen, derselbe Vaucherienschlauch dicht neben einander Antheridien und Oogonien, dasselbe Receptaculum von Fucus platycarpus erzeugt Eizellen und Zoospermien, die Sporenknospe der meisten Characeen entsteht ganz dicht neben dem Antheridium auf demselben Blatt, die Archegonien und Antheridien mancher Moose (Bryumarten) sind in Zwitterblüthen zusammengestellt, die Prothallien vieler Farne produciren beiderlei Geschlechtsorgane nahe neben einander; bei den Angiospermenblüthen ist der androgyne Sexualapparat typisch und sehr allgemein. Allein in allen diesen Fällen, wo es scheinbar darauf abgesehen ist, die Vereinigung von Sexualzellen naher Verwandtschaft zu begünstigen, sind zugleich Einrichtungen vorhanden, welche es verhindern, dass die männlichen Zellen mit den neben ihnen erzeugten weiblichen zusammentreffen, oder es ist doch dafür gesorgt, dass dies nicht immer zu geschehen braucht, eine Thatsache, die zuerst von Kölreuter (1761) und Conrad Sprengel (1793) erkannt und von Darwin, Hildebrand und Anderen in neuerer Zeit erweitert wurde. Gerade an den hermaphroditen Blüthen und den ihnen ähnlichen Geschlechtervertheilungen der Krypto-

gamen zeigt es sich sehr schlagend, dass das Zusammenwirken von Sexualzellen naher Verwandtschaft für den Bestand der meisten Pflanzen schädlich sein muss, da so verschiedene, oft ganz erstaunliche Mittel angewendet werden, um die Befruchtung innerhalb eines hermaphroditen Geschlechtsapparates zu vermeiden.

Eines der gewöhnlichsten und einfachsten Mittel ist die Dichogamie, d. h. die ungleichzeitige Entwicklung der beiden Geschlechtsorgane innerhalb eines und desselben androgynen Geschlechtsapparates, so dass die dicht neben einander erzeugten (nahe verwandten) Sexualzellen zu verschiedener Zeit funktionsfähig werden, also nicht zusammenwirken können; die männliche Zelle muss mit der weiblichen eines anderen androgynen Geschlechtsapparates sich vereinigen. So ist es ganz gewöhnlich bei den Blüthen der Angiospermen, aber auch bei den meisten Farnprothallien und bei den nicht diöcischen Characeen, wo die Sporenknospe zwar dicht neben dem Antheridium entsteht, aber später als dieses ihre sexuelle Reife erlangt (sehr auffallend z. B. bei Nitella flexilis).

Bei den dichogamen Phanerogamenblüthen werden zur Übertragung des Pollens auf die Narbe anderer Blüthen die Insekten verwendet, zu welchem Zweck ganz besondere Einrichtungen der Blüthentheile vorhanden sind, die wir später noch näher betrachten wollen; bei den dichogamen Nitellen und Farnprothallien genügt die Bewegung der Zoospermien, die bei dichtem Wuchs der Pflanzen leicht auf die Archegonien benachbarter Prothallien oder auf die Sporenknospen anderer Nitellenblätter, oder selbst anderer Pflanzen dieser Art gelangen. Ob bei den oben genannten Algen und manchen Muscineen Dichogamie vorhanden, ist fraglich, jedenfalls ist aber durch die Beweglichkeit der Zoospermien und die sonstigen hier obwaltenden Verhältnisse die Möglichkeit gegeben, dass jene auf die Eizellen anderer Pflanzen oder anderer Zweige derselben Pflanze treffen.

Bei den Angiospermen kommen aber neben der häufigen Dichogamie noch ganz andere Einrichtungen vor, welche ausschließlich den Zweck verfolgen, mit Hülfe der Insekten den Pollen hermaphroditer Blüthen auf die Narbe anderer Blüthen, oft selbst der Blüthen anderer Pflanzen, übertragen zu lassen. Bei den meisten Orchideen, Asclepiadeen, Viola u. a. entwickeln sich die Geschlechtsorgane jeder einzelnen Blüthe zwar gleichzeitig; aber es sind zur Zeit der Geschlechtsreife mechanische Einrichtungen vorhanden, welche es verhindern, dass der Pollen auf die Narbe derselben Blüthe kommt (Herkogamie); er muss von Insekten auf andere Blüthen übertragen werden.

In anderen Fällen, wie bei Corydalis cava (von HILDEBRAND nachgewiesen), fällt der Pollen wirklich auf die Narbe derselben Blüthe, er ist aber hier ohne Wirkung, er wirkt nur dann befruchtend, wenn er auf die Narbe einer anderen Blüthe, und nur dann vollkommen befruchtend, wenn er auf die Blüthen einer anderen Pflanze derselben Art übertragen wird; diese

Pflanze ist also nur morphologisch androgyn, physiologisch aber diöcisch; ähnlich verhält sich nach JOHN SCOTT die Orchidee Oncidium mikrochilum, insofern der Pollen, auf die Narbe derselben Blüthe übertragen, nicht befruchtend wirkt, während er ein anderes Individuum zu befruchten vermag und auch das weibliche Organ durch einen fremden Pollen befruchtet wird. Pollen und Narbe derselben Blüthe sind also funktionsfähig, aber nur für die Organe einer fremden Blüthe. Ähnliche Verhältnisse wurden von GÄRTNER an Lobelia fulgens und Verbascum nigrum, an Bignonien von FRITZ MÜLLER beobachtet.

Nicht minder merkwürdig und auf die gegenseitige Befruchtung verschiedener Pflanzen derselben Art mit androgynen Blüthen berechnet ist die Heterostylie; die Exemplare derselben Pflanzenart sind in diesem Falle bezüglich ihrer Geschlechtsorgane verschieden; das eine Exemplar bildet ausschließlich Blüthen mit langem Griffel (hochstehender Narbe) und kurzen Filamenten (tiefstehenden Antheren), das andere Exemplar dagegen Blüthen mit tiefstehender Narbe und hochstehenden Antheren; man hat also in diesem Falle innerhalb derselben Pflanzenart Exemplare mit makrostylen und solche mit mikrostylen Blüthen: so z. B. bei Linum perenne, Primula sinensis und anderen Primulaceen; es kommt aber auch, wie bei vielen Oxalisarten und Lythrum Salicaria, vor, dass dreierlei Längenverhältnisse der Geschlechtsorgane in den Blüthen dreier Exemplare derselben Art auftreten: außer der Blüthenform mit makrostylen und der mit mikrostylen Blüthen findet sich noch eine mit mesostylen Blüthen. Für diese Fälle der Heterostylie haben nun DARWIN und HILDEBRAND nachgewiesen, dass die Befruchtung nur dann möglich ist (Linum perenne) oder doch nur dann den besten Erfolg hat, wenn der Pollen der makrostylen Blüthe auf die mikrostyle Narbe einer anderen Pflanze und der Pollen der mikrostylen Blüthe auf die makrostyle Narbe einer anderen Pflanze übertragen wird; wo dreierlei Griffellängen vorhanden sind, da schlägt die Befruchtung nach derselben erweiterten Regel am besten an, wenn der Pollen auf diejenige Narbe übertragen wird, die in einer andern Blüthe auf derselben Höhe steht, wie die Anthere, aus welcher der Pollen stammt.

Während bei den zahlreichen Diklinen, Dichogamen und den später genannten Phanerogamen die Insekten den Pollen von einer Blüthe in die andere tragen, kommt es verhältnissmäßig nur selten vor, dass die Bestäubung auch ohne Insektenhülfe von einer Blüthe auf andere hin stattfindet: so z. B. bei manchen Urticeen wie Pilea und Moreen wie Broussonetia, wo die aus der Knospenlage plötzlich hervorschnellenden Antheren ihren leichten Pollen als zartes Staubwölkchen in die Luft streuen, die es den weiblichen Organen anderer Blüthen zuweht; noch einfacher ist es bei dem Roggen; die Blüthen der Roggenähre öffnen sich einzeln, meist morgens: die sich rasch verlängernden Filamente stoßen die reifen Antheren aus den Spelzen hervor; die Antheren hängen dann an den langen Filamenten ab-

wärts, öffnen sich sofort und lassen den schweren Pollen hinunterfallen, er fällt auf die Narben tiefer stehender Blüthen derselben Ähre oder benachbarter Ähren, wobei die Schwankungen der Halme unter dem Winde mitwirken. RIMPAU hat jedoch gezeigt, dass der Roggen »selbststeril« ist, dass weder eine einzelne Blüthe sich selbst befruchten kann, noch die verschiedenen Blüthen einer Ähre, noch die verschiedenen Ähren einer und derselben Pflanze sich gegenseitig mit Erfolg betäuben können, obgleich kein mechanisches Hinderniss dafür vorhanden ist.

Bei dem schon unter den Kryptogamen, noch mehr unter den Phanerogamen so deutlich ausgesprochenen Streben, die Befruchtung innerhalb desselben bisexuellen Geschlechtsapparates oder die Selbstbefruchtung zu vermeiden, ist es eine sehr auffallende Thatsache, dass unter den Angiospermen mehrere Pflanzen vorkommen, welche zweierlei androgyne Blüthen bilden, nämlich große, die gewöhnlich der Befruchtung durch den Pollen anderer Blüthen zugänglich sind, und kleine mehr oder minder verkümmerte, zuweilen unterirdische Blüthen, die sich niemals öffnen, deren Pollen aus den Antheren unmittelbar seine Schläuche nach der Narbe hinsendet und die Samenknospen befruchtet; es kommen hier also an demselben Exemplar einer Pflanzenart Blüthen vor, von denen die einen der Fremdbestäubung, die andern ausschließlich der Selbstbestäubung zugänglich sind; so z. B. bei Oxalis acetosella, wo die kleinen am Boden verborgenen Blüthen auftreten, wenn die großen Blüthen ihre Früchte schon reifen, ferner bei Impatiens nolitangere, Lamium amplexicaule, Specularia perfoliata und vielen Violaarten (V. odorata, elatior, canina, mirabilis u. a.), Ruellia clandestina, bei manchen Papilionaceen (Amphicarpaea, Voandzeia), Commelina bengalensis u. a. Wo in diesen Fällen die großen, typisch ausgebildeten Blüthen fruchtbar sind, da können und müssen wenigstens gelegentlich im Laufe der Generation Kreuzungen mit anderen Blüthen derselben Art eintreten, und dann erscheinen die kleinen, verkümmerten, sich selbst befruchtenden Blüthen mehr als eine nebenhergehende Einrichtung, deren Zweck und Bedeutung allerdings unbekannt ist; merkwürdig und der allgemeinen Regel anscheinend widersprechender ist es aber, dass die großen typischen Blüthen zuweilen eine Neigung zur Unfruchtbarkeit haben (Violaarten), oder ganz unfruchtbar sind (Voandzeia), so dass die Fortpflanzung in solchen Fällen auf den sich selbst befruchtenden abnormen Blüthen vorwiegend oder allein beruht.

In anderen Fällen, wie bei den meisten Fumariaceen, Canna indica, Salvia hirta, Linum usitatissimum, Draba verna, Brassica Rapa, Oxalis mikrantha und sensitiva kommt (nach HILDEBRAND) vermöge der Lage der Geschlechtstheile der Pollen unmittelbar auf die Narbe derselben Blüthe und wirkt auch befruchtend; aber in solchen Fällen ist, da die Blüthen von Insekten besucht werden, wenigstens eine gelegentliche Kreuzung mit anderen Blüthen nicht vermieden. Selbst unter den Orchideen, wo sonst die

wunderbarsten Vorrichtungen zur Vermeidung der Selbstbestäubung vorkommen, findet sich bei Cephalanthera grandiflora nach DARWIN der Fall, dass die Pollenkörner ihre Schläuche von der Anthere aus in die Narbe hineinsenden; nach DARWIN's Versuchen ist aber der Ertrag an guten Samen geringer, wenn die Pflanzen allein dieser Selbstbestäubung überlassen sind, als wenn man sie mit Hilfe der Insekten der Kreuzung, der Bestäubung mit fremden Pollen aussetzt.

Mehr als bei irgend einer anderen Gelegenheit tritt es bei der Befruchtung der Blüthen hervor, wie genau die Ausbildung der Organe ganz bestimmten Lebensverhältnissen der Pflanze, der Erfüllung ganz bestimmter Zwecke angepasst ist. Jede Pflanze hat ihre ganz besonderen Einrichtungen zum Zweck der Übertragung des Pollens auf die Narbe einer anderen Blüthe; viel Allgemeines lässt sich daher nicht sagen; nur Folgendes sei bemerkt.

Zuerst ist zu beachten, dass die Insekten unwillkürlich und unbewusst die Übertragung des Pollens bewirken, indem sie den Nektar der Blüthen aufsuchen, der ausschließlich zu diesem Zwecke tief unten im Blüthengrunde gebildet wird; Blüthen, welche von Insekten nicht besucht werden, und die Kryptogamen, die ihrer nicht bedürfen, sondern auch keinen Nektar ab. — Die Lage der meist tief unten im Grunde der Blüthen versteckten Nektarien, sowie die Größe, Form, Stellung und oft auch die Bewegung der Blüthentheile während der Zeit der Bestäubung sind immer darauf berechnet, dass das Insekt, oft ein solches von bestimmter Art, bestimmte Stellungen einnehmen, bestimmte Bewegungen bei dem Aufsuchen des Nektars machen muss, damit an seinen Haaren, seinen Füßen oder am Rüssel die Pollenmassen hängen bleiben, die es dann bei ähnlichen Stellungen in einer anderen Blüthe an den Narben abzustreifen hat. Bei den Dichogamen kommen hierbei noch die Bewegungen der Staubblätter und der Griffel oder Narbenschenkel zu Hilfe; sie finden häufig in der Art statt, dass zu einer gewissen Zeit die geöffneten Antheren dieselbe Stellung in der Blüthe einnehmen, welche die empfängnissfähigen Narben zu einer anderen Zeit haben, so dass das Insekt mit demselben Körpertheil, bei gleicher Bewegung in der einen Blüthe die geöffneten Antheren, in der anderen Blüthe die offenen Narben trifft, um hier den dort hängen gebliebenen Pollen abzustreifen. Dasselbe Princip wird auch bei den heterostylen Blüthen verwerthet, insofern bei diesen die Bestäubung dann den günstigsten Erfolg hat, wenn Antheren und Narben, die in den verschiedenen Blüthen gleiche (dauernde) Stellung haben, mit Hilfe der Insekten zusammenwirken. — Außerdem kommen aber noch die mannigfaltigsten, oft geradezu erstaunlichen Einrichtungen zum Zweck der Pollenübertragung durch Insekten vor. Einige Beispiele mögen nun zu bestimmteren Vorstellungen führen.

1) Die Dichogamen sind entweder protandrische oder protogynische; bei jenen entwickeln sich die Staubblätter zuerst, ihre Antheren

öffnen sich zu einer Zeit, wo die Narben noch unentwickelt, noch nicht empfängnissfähig sind; die Narbenflächen öffnen sich erst später, meist erst dann, wenn der Pollen aus den Antheren derselben Blüthe von Insekten fortgetragen ist, sie können alsdann nur noch vom Pollen jüngerer Blüthen bestäubt werden. So verhalten sich die Geranien und Pelargonien, Epilobien, Malven, die Umbelliferen, Compositen, Campanulaceen, Lobeliaceen, Digitalis u. a. Die Beobachtung der genannten Verhältnisse, zumal auch die der vorhin erwähnten Bewegungen der Staubblätter und Narben sind hier, z. B. bei Geranium, Althaea, so leicht zu machen, dass eine ins Einzelne gehende Beschreibung kaum nöthig erscheint. — Bei den protogynischen Dichogamen wird die Narbe empfängnissfähig zu einer Zeit, wo die Antheren derselben Blüthe noch nicht reif sind; wenn diese später sich öffnen und den Pollen entlassen, ist die Narbe schon von fremden Pollen bestäubt oder selbst schon verwelkt und abgefallen (z. B. Parietaria diffusa); der Pollen dieser Blüthe kann also nur noch für jüngere Blüthen verwendet werden; so bei Scrophularia nodosa, Mandragora vernalis, Scopolia atropoides, Plantago media, Luzula pilosa, Anthoxanthum odoratum u. a. (nach HILDEBRAND). Unter den protogynischen Dichogamen ist Aristolochia Clematitis durch besonders auffallende und eigenthümliche Einrichtungen ausgezeichnet.

Fig. 451 *A* zeigt eine jüngere Blüthe im Längsschnitt; die Narbenfläche *n* ist so eben im befruchtungsfähigen Zustand, die Antheren aber noch geschlossen; eine kleine Fliege *i*, die auf ihrem Rücken einen Haufen Pollen aus einer älteren Blüthe mitgebracht hat, ist so eben durch den engen Schlund der Blüthe eingedrungen und treibt sich in der kesselförmigen Erweiterung *k* derselben umher; nicht selten findet man 6—10 solcher Fliegen in einer Blüthe; sie sind abgesperrt und können nicht wieder fort, denn der Schlund der Blüthe *r* ist mit langen, wie in einem Charnier beweglichen Haaren besetzt, welche zwar dem Hereinschlüpfen der Fliegen kein Hinderniss bereiten, ihnen aber wie eine Reuse den Ausgang wehren. Während sich nun die Thiere im Kessel umherbewegen, kommt ihr mit Pollen beladener Rücken mit der Narbenfläche in Berührung, diese wird bestäubt, in Folge dessen krümmen sich die Narbenlappen aufwärts, wie in Fig. 451 *B*, *n*. Sobald dies stattgefunden hat, öffnen sich nun auch die bisher geschlossenen Antheren, die zugleich durch die Veränderung der Narben freigelegt und durch die Collabescenz der Haare an dem Grunde des nun auch erweiterten Blumenkessels frei zugänglich werden; die Fliegen, welche ihren mitgebrachten Pollen auf der Narbenfläche abgesetzt haben, können nun also zu den geöffneten Antheren hinunterkriechen, wo sich ihnen der Pollen derselben anhängt; um diese Zeit ist aber auch die Schlundröhre *r* der Blüthe nach außen gangbar geworden; in Folge der Bestäubung der Narbe sind die Reusenhaare in derselben abgestorben und vertrocknet; das mit dem Pollen dieser Blüthe beladene Insekt kann nun

endlich hinaus; es dringt, trotz der gemachten Erfahrung, wieder in eine jüngere Blüthe ein, um dort den mitgebrachten Pollen an die noch empfängnissfähige Narbe abzugeben. Während der geschilderten Veränderungen im Innern der Blüthe ändert sich aber auch ihre Stellung; so lange in der jüngeren Blüthe die Narbe noch empfängnissfähig ist, ist der Blüthenstiel

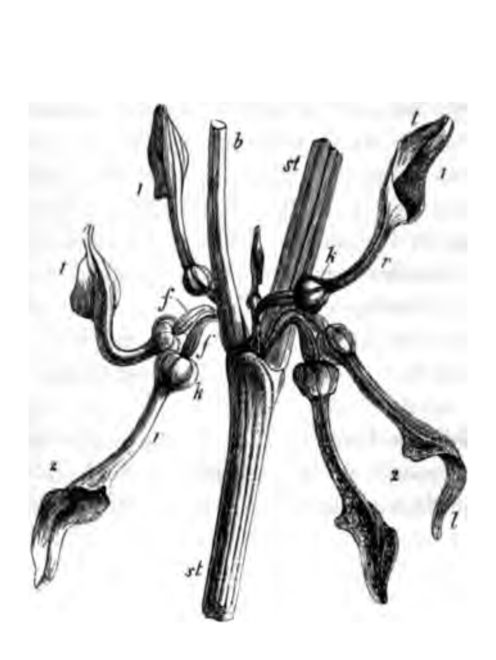


Fig. 450. Aristolochia Clematitis: ein Stammstück *st* mit Blattstiel *b*, in dessen Axel neben einander verschieden alte Blüthen stehen; 1, 1 junge noch unbefruchtete, 2, 2 befruchtete, abwärts gewendete Blüthen; *k* kesselförmige Erweiterung der Blumenröhre *r*; *f* der unterständige Fruchtknoten (natürliche Größe).

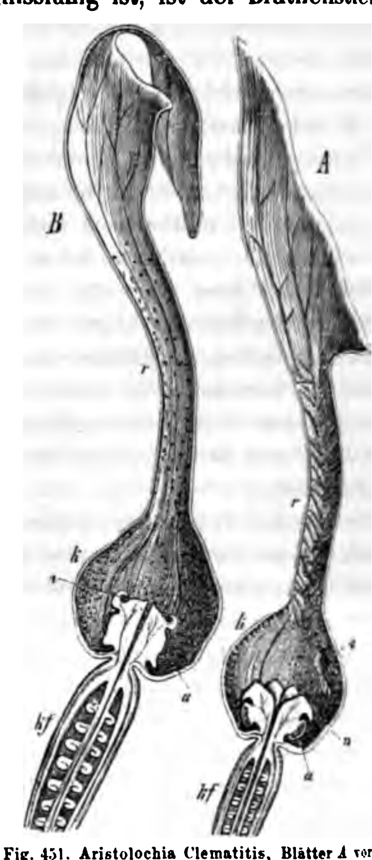


Fig. 451. Aristolochia Clematitis, Blätter *A* vor und *B* nach der Bestäubung im Längsschnitt, vergrößert (siehe den Text).

aufgerichtet, das Perigon auswärts geöffnet (Fig. 450, 1, 1), die ankommenden Fliegen finden ein gastlich geöffnetes Thor: sobald sie aber die Bestäubung der Narbe bewirkt haben, krümmt sich der Blüthenstiel an der Basis des Fruchtknotens scharf abwärts, und wenn die wieder mit Pollen beladenen Fliegen aus der Blüthe entflohen sind, so schlägt sich der fahnenförmige Lappen der Corolle über die Mündung des Schlundes (Fig. 451 *B*), den Fliegen, die nun hier Nichts mehr zu thun haben, den Eingang wehrend.

2) Blüthen mit gleichzeitig geöffneten Narben und Antheren, bei denen die Selbstbestäubung aber durch die Stellung der Organe und durch mechanische Hindernisse unmög-

ich gemacht oder erschwert ist. Die Übertragung des Pollens auf die Narbe ist auch hier gewöhnlich den Insekten anvertraut, meist in der Art, dass eine Narbe nur durch Pollen einer anderen Blüthe bestäubt werden kann, zuweilen (wie bei den Asclepiadeen) ist indessen die Bestäubung durch den Pollen derselben Blüthe neben der Fremdbestäubung nicht ganz ausgeschlossen. Die Einrichtungen sind hier außerordentlich mannigfaltig und zuweilen so verwickelt, dass ihre Bedeutung nur durch eingehende Untersuchungen erkannt wird. Es gehören in diese Abtheilung z. B. die Irisarten, Crocus, Pedicularis, viele Labiaten, ferner Melastomaceen, Passifloreen, Papilionaceen; zu den interessantesten gehören die Asclepiadeen, bei denen sich diese Verhältnisse aber nur durch zahlreiche Abbildungen und weitläufige Beschreibungen erklären lassen. — Ungemein zierlich und leicht verständlich ist die mechanische Vorrichtung zur Vermeidung der Selbstbefruchtung und zur Sicherung der Kreuzung zwischen verschiedenen Blüthen derselben Art bei unserer Salvia pratensis (dem Wiesensalbei) und manchen anderen Species dieser Gattung. Fig. 452 *A* zeigt eine Blüthe der genannten Art von der Seite gesehen, bei *n* die empfängnissfähige zweilippige Narbe und im Innern der Oberlippe der Corolle, durch eine punktirte Linie angedeutet, die Lage eines der beiden Staubfäden. Sticht man mit einer Nadel in der Richtung des Pfeils in den Blüthenschlund, so springen beide Staubfäden hervor, wie bei *A a*; thut dasselbe eine Hummel mit ihrem Rüssel, um dort Honigsaft zu saugen, so treffen die geöffneten Antheren auf ihren Rücken und streifen dort ihren Pollen an einer bestimmten Stelle ab; kommt das Insekt in derselben Stellung nun an eine andere Blüthe, so streift es mit dem pollentragenden Rücken an der Narbe desselben hin und bestäubt diese. Die Ursache des Hervorschnellens der Staubbeutel wird durch Fig. 452 *B* hinreichend klar; sie zeigt die kurzen eigentlichen Filamente *ff*, welche mit ihren Basen den Seiten des Blumenschlundes angewachsen sind, während sie andererseits die langen Connektive *cx* tragen, welche sich an ihrer Anheftung hin- und herschaukeln lassen; nur der obere lange dünne Arm jedes Connektivs *c* trägt eine Antherenhälfte *a*, der untere kurze Arm bei *x* ist ohne Anthere und mit dem des anderen Staubfadens so verbunden, dass beide zusammen eine Art Lehnstuhl bilden; trifft nun der Honig suchende Rüssel in Richtung des Pfeils in diesen Apparat, so wird der Schenkel hintergedrückt, und die oberen Arme der Connektive *c* bewegen sich nach vorn. — Auf ganz anderen mechanischen Einrich-

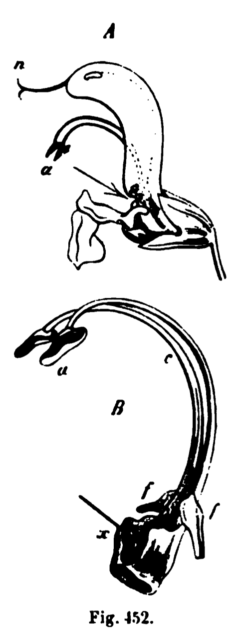


Fig. 452.

tungen beruht die Unmöglichkeit der Selbstbestäubung bei Viola tricolor. Fig. 453 *A* und *B* zeigt hier die Lage und Anordnung der Blüthentheile. Durch die Antheren und den Fruchtknoten, den sie umgeben, wird der von den Blumenblättern umschlossene Blüthengrund vollkommen ausgefüllt, mit Ausschluss des sackförmigen Anhangs (Sporns) des unteren Blumenblattes, in welchem sich der von den Anhängseln der beiden unteren Staubblätter ausgeschiedene Nektar sammelt. Der Eingang zu diesem also hinter den Geschlechtstheilen liegenden Nektarium ist nur durch eine tiefe, mit Haaren besetzte Rinne des unteren Blumenblattes möglich; die seitlichen und oberen Blumenblätter neigen sich vor dem von den Antheren umgebenen Fruchtknoten über der Rinne so zusammen, dass der Eingang von dem Narbenkopf *n* (in *B*) ganz ausgefüllt wird; derselbe sitzt auf einem biegsamen Griffel (*gr* in *C*), ist hohl und öffnet sich durch ein Loch, welches der haarigen Rinne des unteren Blumenblattes zugekehrt ist; der hintere untere Rand dieser Öffnung ist mit einem lippenförmigen Anhängsel versehen. Die Antheren öffnen sich von selbst, und der Pollen sammelt sich unter und hinter dem Narbenkopf als gelber Staub zwischen den Haaren der genannten Rinne. Ein Insekt, welches bereits von einer anderen Blüthe Pollen an seinem Saugrüssel mitbringt, schiebt letzteren, um zum Nektar zu gelangen, unter dem Narbenkopf durch die Rinne in das Nektarium hinter; dabei wird der am Rüssel hängende fremde Pollen an der Lippe des Narbenkopfes abgestreift, er bleibt zugleich an dem klebrigen Narbensaft, der die Höhlung des Narbenkopfes erfüllt, hängen und treibt später seine Schläuche durch den Griffelkanal hinab. Während nun das Insekt den Nektar im Sporn hinten aussaugt, bleibt der in der Rinne hinter dem Narbenkopf liegende Pollen dieser Blüthe an dem Rüssel hängen; wird dieser dann hervorgezogen, so

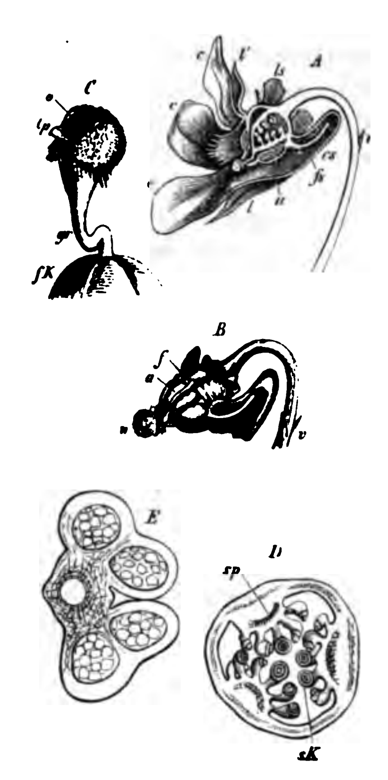


Fig. 453. Viola tricolor; *A* Längsschnitt der Blüthe in natürl. Gr.; *B* der schon befruchtete und geschwollene Fruchtknoten sammt den Antheren freigelegt; die Filamente sind abgerissen und die Antheren durch den wachsenden Fruchtknoten vorgezogen. *C* der Narbenkopf mit seiner Öffnung *o* und Lippe *lp*, auf dem Griffel *gr* (vergrößert). — Es bedeutet *l* Kelchblatt, *ls* Anhängsel am Grunde der Kelchblätter, *c* die Blumenblätter, *cs* hohler Sporn des unteren Blumenblattes, als Nektarbehälter; *fs* die Anhängsel der beiden unteren Staubblätter, in den Sporn hinterragend, sie sondern nach HILDEBRAND den Nektar ab; *a* die Antheren, *n* der Narbenkopf, *v* Vorblätter des Blüthenstiels. — *D* Querschnitt des Fruchtknotens mit den drei Placenten *sp* und den Samenknospen *sK*; *E* Querschnitt einer unreifen Anthere.

kommt dieser anhängende Pollen mit dem Narbensaft nicht in Berührung, indem die Lippe durch die Bewegung des Rüssels vorgezogen wird und die Öffnung des Narbenkopfes von hinten und unten deckt. Der aus dieser Blüthe mitgenommene Pollen wird nun in der bereits angegebenen Weise in einer anderen Blüthe (beim Einschieben des Rüssels) in die Öffnung des Narbenkopfes abgestreift. Würde das Insekt seinen Rüssel wiederholt in das Nektarium derselben Blüthe einschieben, so müsste auch der Pollen derselben in ihre eigene Narbenöffnung kommen; aber die Insekten, wie HILDEBRAND bemerkt, thun dies (wie auch sonst) gewöhnlich nicht, sondern fahren nur einmal hinein, saugen den Nektar auf und besuchen dann eine andere Blüthe. Mit einer spitzen, dünnen Nadel, die man unter dem Narbenkopf in die Rinne hinterschiebt und wieder vorzieht, kann man die Manipulationen der Insekten nachahmen und die Narbenhöhle mit Pollen (der Blüthe eigenem oder fremdem) anfüllen. — Die ebenso mannigfaltigen als complicirten und sinnreichen Einrichtungen zur Fremdbestäubung bei den meisten Orchideen sind von DARWIN in dem oben genannten Buche ausführlich beschrieben; einer der einfacheren und in seinen Hauptzügen gewöhnlicheren Fälle mag hier an Epipactis latifolia kurz erläutert werden. Zur Zeit der Geschlechtsreife steht die Blüthe vermöge einer Drehung des Blüthenstiels so, dass das eigentlich hintere der sechs Perigonblätter nach vorn und unten hängt; es ist an seinem Basalstück kesselförmig vertieft und so zu einem Behälter für den selbst erzeugten Nektar umgebildet, Fig. 454 (*B*, *D* bei *l*). Der Geschlechtsapparat, getragen von dem Gymnostemium *S* (in *C*), ragt schief über dieses Nektarium hin; die Narbe bildet eine mehrlappige, in der Mitte vertiefte und klebrige Scheibe, deren Fläche schief über den Nektariumkessel des Labellums hingeneigt ist. Rechts und links, oben, neben und hinter der Narbe stehen die beiden verkümmerten, drüsigen Staubblätter *x x*; über der Narbe, sie wie ein Dach überragend, liegt die einzige fruchtbare Anthere von bedeutender Größe, die selbst wieder von ihrem polsterartigen Connektiv (*cn*) überdacht



Fig. 454. Epipactis latifolia (eine Orchidee). *A* Längsschnitt einer Blüthenknospe, *B* ganz offene, frische Blüthe nach Wegnahme der Perigontheile mit Ausnahme des Labellums *l*; *C* der Geschlechtsapparat nach Wegnahme aller Perigontheile von unten nach vorn gesehen; *D* wie *B*: eine Bleistiftspitze nach Art eines Insektenrüssels eingeführt; *E* und *F* mit daran hängen gebliebenen Pollinarien. — *fK* Fruchtknoten, *l* Labellum, dessen kesselförmige Vertiefung als Nektarium fungirt. *n* die breite Narbe, *cn* das Connektiv der einen fertilen Anthere; *p* Pollinarien, *h* der Halter, Haftscheibe; *x x* die beiden abortirten seitlichen, drüsig ausgebildeten Staubblätter; *i'* Insertion des abgeschnittenen Labellums; *S* die Griffelsäule (in *C*).

ist. Die Seitenwände der beiden Antherenhälften springen rechts und links der Länge nach auf, so dass die Pollenmassen theilweise frei gelegt werden; die Pollenkörner hängen mittels eines klebrigen Stoffes unter einander zusammen. Mitten von der Anthere und über der Narbenfläche findet sich das sogenannte Rostellum *h*, ein eigenthümlich metamorphosirter Theil des Narbenkörpers (vergl. *A*); das Gewebe des Rostellums ist in eine klebrige Substanz verwandelt, die nur von einem dünnen Oberhäutchen überzogen ist. — Die Blüthe von Epipactis, sich selbst überlassen, wird nicht befruchtet, die Pollenmassen fallen nicht von selbst aus der Anthere, und würden in diesem Falle auch gar nicht an die Narbenfläche kommen: sie müssen von Insekten weggeholt und auf die Narbe anderer Blüthen übertragen werden. Wie dies stattfindet, kann man mit Hülfe einer Bleistiftspitze sich klar machen: führt man eine solche nach dem Grunde des Labellums unter der Narbenfläche hinzielend in die Blüthe ein, drückt man sie dann ein wenig an das Rostellum an und zieht sie in dieser Lage wieder langsam zurück (*D*), so bleibt die klebrige Masse des Rostellums, die Haftscheibe, an dem Bleistift kleben, während ihr die Pollenmassen anhaften; diese werden nun bei dem Zurückziehen des Bleistifts aus den beiden Antherenhälften vollkommen herausgezogen, wie *E* und *F* zeigt. Schiebt man nun die Bleistiftspitze sammt den Pollinien wieder in eine andere Blüthe nach dem Grunde des Labellums zielend hinein, so kommen die Pollinien mit dem klebrigen Theile der Narbenfläche nothwendig in Berührung und haften dort fest; zieht man wieder zurück, so bleiben sie, ganz oder theilweise, vom Stift abreißend dort sitzen. Vermöge der Form und Stellung der Blüthentheile wird also ein Insekt, welches sich auf dem vorderen Theil des Labellums niederlässt, in den Grund des Nektariums hinabkriechen können, ohne das Rostellum zu streifen; nach Aufsaugung des Nektars herauskriechend, stößt es an dieses an und nimmt die Pollinien mit: kriecht es in eine zweite Blüthe, so kommen diese an die klebrige Nebenfläche und bleiben dort sitzen. Bei anderen Orchideen sind die Verhältnisse weit entwickelter.

3) In Blüthen, welche durch Insekten bestäubt werden, muss der reife Pollen in den bereits geöffneten Antheren oft längere Zeit liegen bleiben, bevor er abgeholt wird; während dieser Zeit darf er weder vom Winde verweht, noch von Regen oder Thau befeuchtet werden. Zahlreiche und sehr verschiedene Einrichtungen sind daher zum Schutz des Pollens vorhanden, über welche man Genaueres bei Kerner: die Schutzmittel des Pollens (Innsbruck 1873) erfährt.

Anmerkung zur XLV. Vorlesung.

Die in der vorausgehenden Vorlesung behandelten merkwürdigen Beziehungen der Insekten zur Befruchtung der Blüthen wurden zuerst von CHRISTIAN KONRAD SPRENGEL in seinem überaus merkwürdigen und geistvollen Werk: »Das neu entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen« (mit 25 Kupfertafeln, Berlin 1793) ausführlich beschrieben, nachdem schon JOS. GOTTLIEB KOELREUTER 1761 in seinen »Vorläufigen Nachrichten, das Geschlecht der Pflanzen betreffend« auf die Nothwendigkeit der Insektenhülfe bei der Bestäubung vieler Blüthen hingewiesen hatte. SPRENGEL sprach sogar schon den folgereichen Gedanken aus: »da sehr viele Blumen getrennten Geschlechtes und wahrscheinlich wenigstens eben so viele Zwitterblumen Dichogamisten sind, so scheint die Natur es nicht haben zu wollen, dass irgend eine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werden solle.« — SPRENGEL's Werk blieb unbeachtet, bis es vor 20 Jahren durch CHARLES DARWIN der Vergessenheit entrissen und seine Lehre durch neue Beobachtungen des letzteren erweitert und mit der Descendenztheorie verschmolzen wurde. — Angeregt durch DARWIN's Arbeit über die Befruchtung bei den Orchideen 1862 und andere Werke desselben Autors hat sich eine umfangreiche Literatur über diesen Gegenstand entwickelt, von der ich nur einige wenige Titel anführen will:

FRIEDRICH HILDEBRAND: »Die Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen und das Gesetz der vermiedenen und unvortheilhaften stetigen Selbstbefruchtung«, Leipzig 1867.

Die ausführlichste und gründlichste Bearbeitung der einschlägigen Thatsachen findet man in HERMANN MÜLLER's umfassendem Werk: »Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider«, Leipzig 1873.

XLVI. Vorlesung.

Zweck der Befruchtung. — Apogamie.

Es giebt zahlreiche Pflanzen, welche sich gleich den Säugethieren, Vögeln und anderen hochorganisirten Thieren ausschließlich auf geschlechtlichem Wege fortpflanzen, weil ihnen wenigstens im normalen Verlauf des Lebens keine andere Art der Fortpflanzung zu Gebote steht; dahin können wir die Mehrzahl der Coniferen, speciell die Tannen und Auracarien, unter den Blüthenpflanzen wohl auch viele Palmen, ferner unsere Getreidearten, den Flachs, den Hanf, den Kürbis und manche andere rechnen und sicherlich würde man auch unter den Kryptogamen einige finden.

Allein die große Mehrzahl der Pflanzen hat reichlich Gelegenheit, sich auch ohne Sexualorgane zu vermehren und fortzupflanzen: bei den Kryptogamen können wir sogar von den eigentlichen Sporen bei dieser Betrachtung absehen, denn ganz gewöhnlich werden Brutknospen, Conidien oder sonst sich abtrennende Sprosstheile sowohl vor wie nach der Befruchtung im Generationswechsel gebildet und eine sehr große Zahl von Phanerogamen, zumal die mit Ausläufern, langen Rhizomen, Zwiebeln, Knollen, mit oberirdischen Brutknospen der mannigfaltigsten Art versehenen, produciren zwar auf geschlechtlichem Wege regelmäßig Samenkörner, von denen aber fast niemals eines zur Keimung gelangt; man denke hier nur an die Kartoffel, die seit Jahrhunderten immerfort durch ihre Knollen, also auf ungeschlechtlichem Wege fortgepflanzt wird. Es giebt sogar, wie wir nachher noch sehen werden, eine ziemlich lange Reihe von kryptogamischen und phanerogamischen Pflanzen, die ihre Sexualorgane im Laufe der Zeiten entweder ganz verloren oder funktionsunfähig haben werden lassen, die aber nichtsdestoweniger und zuweilen in ganz erstaunlicher Menge sich vermehren und fortpflanzen und andrerseits hängt in manchen Fällen bei ganz gemeinen, überall verbreiteten Pflanzen die Erzeugung von Geschlechtsorganen von einem seltenen Zusammentreffen günstiger Umstände ab. während die vegetative Fortpflanzung massenhaft stattfindet, wofür neben weniger bekannten Beispielen der gemeinste aller Schimmelpilze, das Peni-

cillium glaucum, angeführt werden kann und gerade für die stattlichsten aller Pilze, die Hymenomyceten und Gastromyceten ist es nach der Ansicht der hervorragendsten Mykologen sehr wahrscheinlich, dass sie überhaupt keine Sexualorgane besitzen.

Die Betrachtung dieser Thatsache, die wir leicht noch durch zahlreiche andere Beispiele belegen könnten, führt ungezwungen zu der Frage, welchen Zweck wohl eigentlich die Natur mit der Erzeugung der Sexualorgane und der sexuellen Fortpflanzung erreicht.

Diese Frage erscheint um so berechtigter, als wir auf der anderen Seite wahrnehmen, mit welcher Sorgfalt, wenn dieser bildliche Ausdruck erlaubt ist, die Natur verfährt, um in sehr zahlreichen Fällen die Vereinigung der Sexualzellen, die Erzeugung sexuell entstandener Nachkommen zu sichern; all' die wunderbaren Einrichtungen der Dichogamie, Heterostylie, Herkogamie und sonstigen Veranstaltungen, welche wir in der vorigen Vorlesung an einigen Beispielen kennen gelernt haben, lassen sich in diesem Sinne auffassen.

Einstweilen werden wir uns wohl dahin bescheiden müssen, was auch de Bary schon bei anderer Gelegenheit ausgesprochen hat, dass wir thatsächlich eben nur wissen, die Befruchtung sei in vielen Fällen durch die Erfahrung als eine den betreffenden Pflanzen unentbehrliche Einrichtung constatirt, in vielen anderen Fällen sei dies eben nicht so und wir haben einstweilen keinen Grund anzunehmen, dass sich alle Organismen in dieser Beziehung gleichartig verhalten müssten. Dieser ziemlich trostlose Schluss hindert jedoch nicht die Annahme, dass in den zahlreichen Fällen, wo die Fortpflanzung regelmäßig durch Befruchtung erzielt wird, besondere Vortheile damit verbunden sind, die im entgegengesetzten Fall eben anderswie erreicht oder vielleicht auch in gewissen Fällen nicht erreicht werden. Von solchen wahrscheinlichen Vortheilen sollen hier einige hervorgehoben werden:

Darwin hat, gestützt auf die umfassenden Resultate der künstlichen Thier- und Pflanzenzüchtung, den schon von Sprengel ausgesprochenen Gedanken zur Geltung gebracht, dass es sich bei aller sexuellen Fortpflanzung zunächst um eine Kreuzung der Individuen gleicher Art handelt, wofür in der vorigen Vorlesung ausführliche Nachweise gegeben worden sind. Auch geht aus Darwin's, Hildebrand's und anderen experimentellen Untersuchungen hervor, dass ähnlich wie die sogenannte Inzucht bei manchen Hausthieren auch die fortgesetzte Selbstbefruchtung androgyner Blüthen wenige oder schwächliche Nachkommen ergiebt, während bei den gleichen Pflanzenarten die Kreuzung verschieden pflanzlicher Individuen kräftige Samenbildung erzielt. Man stellt sich auch gegenwärtig noch, gestützt auf Darwin's Autorität, gerne vor, dass etwaige Abnormitäten oder krankhafte Zustände durch die sexuelle Vermischung ausgeglichen, überhaupt in den Nachkommen unschädlich gemacht werden. Neben manchen anderen Bedenken ist

hier jedoch auf die sehr große Zahl von Pflanzen hinzuweisen, die sich sicherlich in Hunderten und Tausenden von Generationen auf ungeschlechtlichem Wege erhalten, ohne dass der geringste Grund zu der Vermuthung vorläge, dass sie dabei nach und nach heruntergekommen wären.

Andrerseits dürfen wir hier an die durch künstliche Bastardirung festgestellte Thatsache denken, dass durch sexuelle Vermischung verschieden gearteter Individuen die Variabilität der Nachkommen gesteigert wird und dass auf diesem Wege die Zahl der verschiedenen organischen Formen sich nach und nach vermehrt haben könnte; aber auch hierbei ist nicht zu vergessen, dass Varietätenbildung auch bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung zuweilen stattfindet; wenigstens die Mehrzahl der Kartoffelvarietäten dürfte wohl auf ungeschlechtlichem Wege entstanden sein. —

Und doch bei all' den Bedenken besteht wieder die Wahrnehmung, dass mit zunehmender Höhe der Organisation sowohl im Thierreich wie im Pflanzenreich die Sexualorgane sich mehr und mehr ausbilden und die sexuelle Fortpflanzung mehr und mehr über die vegetative überwiegt oder geradezu die allein herrschende wird. Man könnte nun glauben, dass eben mit zunehmender Steigerung in der Vollkommenheit der Organisation auch eine entsprechende Theilung der physiologischen Arbeit gegeben ist, wodurch die Fortpflanzung auf vegetativem Wege beeinträchtigt, die auf sexuellem einfach begünstigt wird.

Schließlich möchte ich aber noch auf eine Wahrnehmung aufmerksam machen, die ich schon in meinem Lehrbuch (IV. Aufl. pag. 877) ausgesprochen habe: die Kryptogamen mit scharf ausgesprochenem Generationswechsel, besonders die Moose und Gefäßkryptogamen, zeigen, obgleich es sich sonst um ganz verschiedene Typen handelt, doch in jeder Klasse wiederkehrend die Thatsache, dass die höchste Ausbildung der Organisation immer erst durch die Befruchtung erreicht wird. Bei den Equiseten, Farnen und Lycopodiaceen leuchtet dies ohne Weiteres ein, wenn man sich erinnert, dass die aus der ungeschlechtlichen Spore entstandene erste Generation, das Prothallium, gewöhnlich ein winzig kleines, sehr einfach gebautes, meist hinfälliges Pflänzchen darstellt, dessen Leben und Bedeutung mit der Befruchtung der Eizelle abschließt, während gerade durch diesen letzten Akt der Embryo entsteht, der sich nun zu einer hochorganisirten Pflanze, z. B. einem Farnbaum u. s. w. entwickelt. Bei den Moosen liegt die Sache freilich insofern anders, als es hier gerade die aus der ungeschlechtlichen Spore entstandene Generation ist, welche wir als die eigentliche Pflanze zu betrachten gewöhnt sind; vergleicht man jedoch die Zellen- und Gewebeformen, den histologischen Bau der durch Befruchtung entstandenen Moosfrucht mit dem der Moospflanze, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die erstere vollkommener organisirt ist als die ungeschlechtlich entstandene Moospflanze selbst. Bei den Algen und Pilzen ist dieselbe Wahrnehmung wenn auch nicht so leicht wie in diesen Fällen

zu machen; wo bei den Pilzen Befruchtungsapparate bekannt sind, da geht auch bei ihnen das vollkommenste Produkt der ganzen Entwicklung aus der Befruchtung hervor: die ungeschlechtliche Spore der Ascomyceten erzeugt das sehr einfach organisirte Mycelium, erst nach dem Befruchtungsakt an diesem entsteht die complicirt gebaute hochorganisirte Pilzfrucht (vgl. pag. 889 Fig. 409) und Ähnliches ließe sich von manchen Algen sagen und selbst in dem Fall, wo das Resultat der Befruchtung nur eine einzelne Zelle, eine Oospore oder Zygospore (Zygote) ist, da pflegt diese wenigstens in der Bildung ihrer Wandschichten eine vollkommenere Organisation zu verrathen als die vegetativen Theile derselben Pflanze. — Nur scheinbar widersprechen die Phanerogamen oder Samenpflanzen der hier geltend gemachten Wahrnehmung; vielmehr bestätigen sie dieselbe in ganz überraschender Weise: wie wir sahen, ist der Embryosack in der Samenknospe eigentlich die Makrospore, in welcher nun erst dasjenige Gebilde entsteht, welches bei den Gefäßkryptogamen als das Prothallium bezeichnet wird: das Endosperm ist ein physiologisch und histologisch reducirtes, zurückgebildetes Prothallium, von welchem bei den Blüthenpflanzen streng genommen nur noch die Eizelle mit den Synergiden übrig bleibt. Was wir bei den Samenpflanzen als die Pflanze überhaupt bezeichnen, ist das sexuell erzeugte Produkt, welches auch hier aus der befruchteten Eizelle entsprungen ist, während die vorausgehende Entwicklungsstufe, die dem Prothallium entspricht, überhaupt gar nicht mehr als ein selbstständig existirender Organismus auftritt.

Zum Schluss komme ich endlich noch auf die schon vorübergehend erwähnten Erscheinungen der Apogamie zurück. So bezeichnete de Bary die zum Theil von ihm selbst entdeckten Fälle, wo an die Stelle sexueller Fortpflanzung ungeschlechtliche tritt, was in sehr verschiedener Weise geschehen kann, z. B. dadurch, dass Eizellen, die unter normalen Verhältnissen der Befruchtung bedürfen, auch ohne solche zur Embryobildung schreiten, wofür eine hochentwickelte Alge, die Chara crinita, zunächst noch das einzige zuerst von Alexander Braun constatirte Beispiel liefert; diese Pflanze, welche den Grund stagnirender Gewässer bewohnt, wird im ganzen nördlichen Europa ausschließlich in weiblichen Exemplaren angetroffen, die jedoch, also ohne Befruchtung, sehr reichliche und normale keimfähige Früchte liefern. Männliche Pflanzen dieser Art sind in einzelnen Exemplaren aus Siebenbürgen, Südfrankreich und den Gegenden des kaspischen Meeres bekannt, ihre Zeugungsfähigkeit jedoch nicht untersucht. Offenbar war die Chara crinita, wie alle anderen Charen, in früheren Zeiten auf sexuelle Fortpflanzung angewiesen und erst später kann sich die Fähigkeit eingefunden haben, auch ohne Befruchtung aus dem einmal vorhandenen weiblichen Apparat Nachkommen zu erzeugen.

In eine zweite Kategorie gehören drei von de Bary selbst und seinem Schüler Farlow entdeckte und genau untersuchte Fälle von Farnkräutern,

die als gemeine Gartenpflanzen längst bekannt, die merkwürdige Eigenschaft besitzen, durch bloße Sprossbildung unmittelbar aus dem Gewebe des Prothalliums neue Farnpflanzen zu erzeugen. Bei zweien dieser Farne (Pteris cretica und einer Gartenvarietät von Asplenium filix femina cristatum) findet am Prothallium gar keine Archegonienbildung statt, wenn auch gelegentlich solche von Antheridien. Bei Asplenium falcatum dagegen finden sich neben völlig der Sexualorgane beraubten und doch durch Sprossung fortpflanzungsfähigen Prothallien auch solche mit einigen Antheridien und endlich solche, welche Antheridien und Archegonien tragen, aber dennoch das Farnkraut durch bloße Sprossung aus sich erzeugen. Es ist noch hinzuzufügen, dass bei den genannten drei Farnkräutern diese ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Sprossung aus dem Prothallium überhaupt die einzige ist, dass kein Exemplar derselben mit Embryobildung aus einer Eizelle aufgefunden wurde, wogegen bei sehr zahlreichen anderen Farnen, welche de Bary daraufhin untersuchte, kein einziges mit Apogamie behaftet war. Es kann nach der ganzen Sachlage auch bei diesen apogamen Farnen durchaus nicht zweifelhaft sein, dass die Prothallien früher normale Geschlechtsorgane erzeugten und sich in gewohnter Weise fortpflanzten, dass die Apogamie, der Verlust der Sexualität erst später, wie die Mediciner sagen, »acquirirt« wurde und vielleicht hängt es in diesem Fall damit zusammen, dass die betreffenden drei Farnarten seit langer Zeit Kulturpflanzen sind.

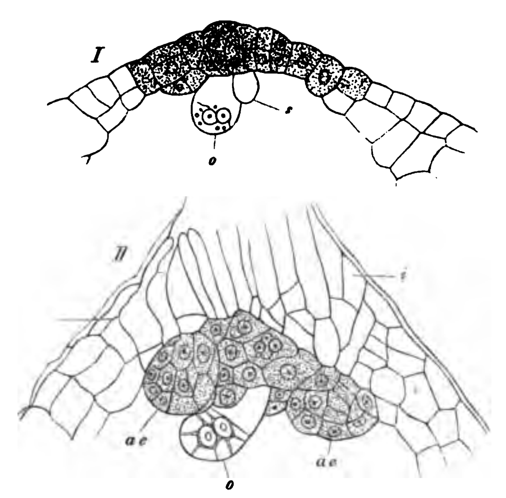


Fig. 455. Bildung der Adventivkeime bei Funkia ovata (etwa 150 mal vergr. nach Strasburger). *I* die Scheitelregion des Kerns der Samenknospe mit dem Ei *o* und einer Synergide *s*. — *II* die in *I* dunkel gehaltenen Zellen haben sich hier zu den Adventivkeimen *ae* entwickelt, wogegen das Ei *o* steril bleibt. Das Gewebe *i* gehört dem Mikropyletheil des Integuments an.

Ein beachtenswerther Punkt liegt bei den eben erwähnten Farnen darin, dass der Laubspross, der ja eigentlich den wirklichen Embryo ersetzt, an derjenigen Stelle des Prothalliums entsteht, wo im normalen Fall die Archegonien sich bilden würden. In dieser Beziehung schließen sich ihnen die von Strasburger beobachteten Fälle der Apogamie bei einigen Blüthenpflanzen an. Bei Funkia ovata und Allium fragrans, zwei häufigen Gartenpflanzen, bildet sich nach seinen Untersuchungen aus der wirklichen Eizelle im Embryosack kein Embryo, selbst dann nicht, wenn gelegentlich ein Pollenschlauch in die Mikropyle eingedrungen ist; aber dicht daneben wuchern Zellen des Kerns der Samenknospe in den

Embryosack hinein und aus diesen Zellenwucherungen entstehen nun Embryonen. Sehr wahrscheinlich liegen die Verhältnisse ganz ähnlich auch beim Citronenbaum und bei einer aus Australien stammenden Euphorbiacee: Caelebogyne, die bei uns überhaupt nur in weiblichen Exemplaren vorhanden ist. Bei all' diesen Pflanzen werden im Innern des Embryosackes durch Sprossung aus dem umgebenden Gewebe mehrere Embryonen erzeugt.

Zu den Erscheinungen der Apogamie sind nun auch solche Fälle bei Blüthenpflanzen zu rechnen, bei denen zwar noch Blüthen aber ohne die eigentlichen Geschlechtsorgane oder überhaupt nicht einmal mehr Blüthen gebildet werden. Auch hier handelt es sich wieder zunächst um Kulturpflanzen. So werden von Müller gewisse Scitamineen und Dioscoreen, auch der Meerrettig (Armoracia) als gänzlich samenlos bezeichnet und de Bary macht darauf aufmerksam, dass auch unsere allerdings nicht kultivirten Ficaria und Dentaria bulbifera nur selten Samen erzeugen; unter den Arten der Gattung Allium (Lauch) finden sich verschiedene, bei denen an Stelle der Blüthen kleine Zwiebelchen entstehen und unter diesen ist auch Allium sativum (der Knoblauch), bei welchem überhaupt keine Samen gebildet werden.

Der Ansicht, dass solche apogame Arten ihrem Untergange entgegengehen, hält de Bary mit Recht die Bemerkung entgegen, dass gerade bei den meisten apogamen Pflanzen eine excessive Produktion von geschlechtlos erzeugten Nachkommen vorhanden zu sein pflegt. Die sexuelle Fortpflanzung werde durch ungeschlechtliche Produktivität mehr als genügend ersetzt.

Anmerkung zur XLVI. Vorlesung.

Die wichtigsten Schriften über die Apogamie sind:

ANTON DE BARY: »Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen« (bot. Zeitung 1878).

DE BARY: »Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze (herausgegeben von DE BARY und WARONIN in den Abhandlungen der Senkenbergischen naturforsch. Ges. Bd. XII, pag. 225—370, IV. Reihe 1881, wo besonders der Abschnitt 14: Entstehungs- und Wachsthumsursachen von Antheridien und Nebenästen zu beachten ist).

STRASBURGER: »Über die Befruchtung und Zelltheilung«, Jena 1878, pag. 63 ff.

Register.

A.

Abgeleitete Formen 10.
— Bastarde 961.
Absorbirte Nährstoffe 311, 314.
Abstammung der Sexualzellen 966.
Abwärtskrümmung 831, 843.
Acacia 732, 777.
Acetabularia 951.
Acropetale Organbildung am Vegetationspunkt 567.
Adventive Vegetationspunkte 579.
Adventive Embryonen 983.
Äthalium 100, 750.
Äther (Wirkung auf reizbare Organe) 728.
Ätherische Öle 396.
Affinität (sexuelle) 957.
Akebia 822.
Algen 84, 520, 885.
Alkaloide 397.
Allium sativum 984.
Amerikanische Reben 962.
Ammoniaksalze bei der Ernährung 351.
Amöboide Bewegung 749.
Ampelopsis 808, 810, 815.
Anatrope Samenknospe 927.
Angiospermen 923, 925.
Anisotropie 598, 855.
Anthere 924, 931.
Antheridien 882, 893, 899, 905, 912, 915, 944.
Antikline Zellwände 531.
Antipoden der Eizelle 931.
Apogamie 982.
Arbeit (innere und äußere) durch Wachsthum 711.
Arbeitstheilung 3.
Archegonien 892, 897, 913, 915, 944, 983.
— der Gymnospermen 920.
Aristolochia 973.
Armoracia 983.
Asche 348.
Ascobolus 889.
Ascomyceten 889.
Asparagin 393, 417, 429.
Asplenium (apogam) 982.
Assimilation 357.
Assimilationsenergie 236, 377.
Assimilationsparenchym 175.
Athmung 479, 484.
— und Eiweißstoffe 485.
— der Pilze 466.
Auflösung von Mineralien durch Wurzeln 315.
Auftrieb des Wassers 331.
Aufwärtskrümmung 830.
Ausläufer 71, 860.
Ausscheidung flüssigen Wassers 319.
Austrocknung (Wirkung der) 425.
Autonome Bewegungen 778.
Auxanometer 677, 683.
Axe des Wachsthums 585.
Axilläre Verzweigung 604.

B.

Bakterien 465, 467, 468.
Balanophoren 77, 937.
Basis und Scheitel 584.
Bastarde 955.
— des Weinstockes 962.
Bastfasern 158, 165.
Baumtödtende Pilze 469.
Baustoffe der Organe 394, 433.
Befruchtung 884, 923, 931, 940, 946, 949, 980.
Befruchtung als Reizmittel des Wachsthums 653, 941.
Beleuchtungswechsel 763, 766.
Berberis (Staubfäden) 799.
Berührung als Reiz 808.
Bewegliche Blätter ohne Bewegungsorgane 782.
Bewegung des Protoplasmas 98, 751.
— der Schwärmsporen 738.
— der Chlorophyllkörner 754.
Bewegungsorgane der Blätter 768, 843.
Biegungsfestigkeit 257, 259.
Bilateral 593.
Bildungsstoffe, specifische 617.
Biologische Bedeutung der Stoffwechselprodukte 397.
Blatt 49, 614.
— als Transpirationsorgan 273, 296.
— Entstehung und Gliederung 516, 569.
— (Nutation) 665.
Blattnervatur 58.
Blattranken 806.
Blattstellung 599.
Blätter, Anisotropie 856, 874.
— plagiotrope 863.
Blüthen 434, 565, 923.
— Ernährung 648.
— period. Bewegung 783, 784.
Blüthenpflanzen 923.
Bluten der Holzpflanzen 320.
— der Wurzelstöcke 324.
Bohne (period. Blattbewegung) 768.

Borke 196.
Brennhaare 147.
Brutknospe (Marchantia) 538.
— der Farne 580.
— der Phanerogamen 581.
— der Moose 884.
Brutzellen 581.
Bryonia 805, 809.
Butomus 929.

C.

Caelebogyne 983.
Calciumoxalat 393.
Callus 709.
Cambium 185, 515.
Capillarität 249, 284, 290, 294.
Capsella 936.
Carpogon 890.
Caulerpa 571.
Causale Auffassung der Pflanzenformen 610.
Centaurea (reizbare Staubfäden) 796.
Centrifugalkraft 834.
Ceratopteris 949.
Chara 982.
Chemische Bedingungen der Vegetation 210.
Chloroform (Wirkung auf reizbare Organe) 728.
Chlorophyll 103, 230.
— als Assimilationsorgan 360.
— Bewegung 754.
— Farbenwechsel 386.
— Farbstoff 387.
— Zerstörung im Finstern 363.
— — im Herbst 384.
Chlorophyllbildung abhängig vom Licht 362.
Chlorophyllfreie Pflanzen 412, 620, 937.
Chlorophyllhaltige Thiere 476.
Chlorose 343.
Cilien 738.
Circulation des Protoplasmas 751, 753.
Circumnutation 665.
Citrus (Polyembryonie) 984.
Cladodien 67.
Cladonia 865.
Cocosnuss 934.
Coenobium 891.
Collenchym 169.
Colleteren 221.
Combination geotr. und heliotr. Krümmungen 849.
Confokale Curven bei Zellwandnetzen 534.
— und coaxiale Zellenanordnung 545.
Conidien 881, 885.
Coniferen 916.
Conjugation 128, 886, 887, 891.
Construktion der Zellwandnetze 533.
Contaktsubstanz 422.
Continuität des Daseins der Organismen 501, 942.
— von Blatt und Sprossaxe 569.
Correlation zwisch. Dickenwachsthum und Laubkrone 185.
Correlationen des Wachsthums 609, 861.
— zwischen Chlorophyll und Pflanzenform 619.
Cotyledonen 937.
Crocus (Öffnen und Schließen der Blüthen) 783.
Curven 231.
Cuscuta 35, 824, 937.
Cuticula 138.
Cycadeen 916.
Cynareen (reizbare Staubfäden) 795.
Cystolithen 212.
Cytisus (Bastarde) 959.

D.

Dattelkern 416, 934.
Dehnbarkeit 262, 799.
Dentaria 984.
Descendenztheorie 13, 627.
Diagramme 392.
Diastase 414.
Dichogamie 968, 971.
Dichotomie 551, 575.
Dicke der Ranken 813.
Dickenwachsthum (nachträgliches) 183.
— der Wurzeln 199.
— der Monocotylen 201.
Dicotyledone Pflanzen 504, 923, 935.
Differenzirung des embryonalen Gewebes 514.
Dikline Blüthen 927.
Diöcismus 967.
Dionaea 458, 794, 800.
Dioscoreen 984.
Diosmose 252, 438.
Divergenzen 605.
Dornen 70, 516.
Dorsiventral 589, 593, 597, 861.
Dorsiventrale Bildung abhängig vom Licht 637.
Drosera 455.
Druck im Gewebe 436, 704, 708.
Drüsen 217.
Drüsenhaare 147.
Dunkelheit fördert die Wurzelbildung 636.
Dunkelstarre 225, 777.

E.

Eibe 917.
Eigenwärme 491.
Eigenwinkel der Organe 862 (unten).
Eingesenkte Vegetationspunkte 561.
Einrollung plagiotroper Organe 865.
Eisen als Nährstoff 343.
Eiweißstoffe 95, 391.
Eizelle 884, 893, 896, 898, 940.
Elasticität der Zellwände reizbarer Organe 799.
Elektricität 239, 728, 785, 794, 800.
Embryo 900, 906, 912, 913, 918, 920, 936.
Embryonen (Zelltheilung) 511, 563.
Embryonales Gewebe 433, 509, 939, 942.
— Wachsthum 509, 529.
— — durch äußere Einflüsse verändert 628.
Embryosack 916, 930, 933, 937.
Emulsion 419.
Emulsionsfiguren 745.
Endodermis 170.
Endogene Verzweigung 578.
Endosmose 251, 691.
Endosperm 416, 450, 452, 915, 918, 920, 932, 935.
Entwickelungsgeschichte 500.
Epheu 635, 803, 856, 860, 870.
Epidermis 137.
Epipactis 976.
Equiseten (Verzweigung) 577.
— Fortpflanzung 903.
Erblichkeit 12, 627.
Ergrünen des Chlorophylls ohne Kohlensäure 363.
Ernährung 271.
— der Parasiten 449.
— der Pilze 460.
— der Fortpflanzungsorgane 648.
Erwärmung durch Imbibition 250.

Etiolement 644.
Eudorina 894.
Excrete 208, 396.
Exogene Organbildung 576.

F.

Fäulnisspilze 468.
Farbstoffe der Blüthen 397.
Farbstofflösungen im Holz aufsteigend 281.
Farne (Generationswechsel) 908, 944.
Feige 564.
Fermente 412, 422, 425, 471, 941.
Fernewirkung der Sexualzellen 945.
Festigkeit der Blätter 60.
Fettbildung der Pilze 465.
Fette 390, 419, 429.
Fettsäuren 419.
Fibrovasalstränge 150.
Ficaria 983.
Filtration durch Holz 288.
Flächenstellung 755.
Flechten 316, 472, 477, 624, 887.
Florideen 890.
Fortpflanzung 3, 12, 884, 979.
Fortpflanzung des Reizes 728, 731, 790, 793, 840.
Freie Zellbildung 118.
Freie Windungen der Schlingpflanzen 821.
Frucht 434.
Fruchtbarkeit der Bastarde 958.
Fruchtknoten 925, 928.
Fucus 896, 955.
Funaria (Protonema und Lichtwirkung) 640.
Funaria (Sexualorgane) 898.
Funkia (Apogamie) 983.

G.

Gährungspilze 416.
Gährwirkung 421, 467, 470.
Gallen 652.
Gameten 738, 893, 951.
Gattungsbastard 955.
Gefäße 161.
Gefäßbündel 136, 150.
— der Wurzeln 160.
Gefäßkryptogamen 902.
Gefäßtheil der Bündel 156.
Gefäßwand 162.
Gehilfinnen der Eizelle 931.
Generationswechsel 887, 900, 981.
Geotropismus 237, 622, 717, 829.
— der Schlingpflanzen 820.
Gerbstoffe 396.
Gestaltungsprocesse 445.
Getreidekörner 935.
Gewebeformen 131.
Gewebespannung 257, 695, 771.
Gewebesysteme 131.
— der Moose 177.
— der Pilze 180.
Gipfel (Ersatz durch Seitenspross) 648.
Glycerin 419.
Glycose 404, 439.
Granulose 409.
Grasknoten 841.
Gravitationswirkungen 237, 628, 634, 642, 825, 829.
Grenzen der Vegetationstemperatur 228.
Grundgewebe 136, 167.
Gummi 396.
Gummigänge 215.
Gymnospermen 916.

H.

Haare 144.
Halskanalzellen 899.
Harz 396.
Harzgänge 215.
Haustorien 35, 446, 450.
Hautdrüsen 219.
Hautgewebe 135.
Hebelwirkung bei period. beweglichen Blättern 781.
Hedysarum 732, 762, 765.
Hefe 464, 467, 469.
Heliotropismus 622, 717, 739, 847, 850.
Herbstholz 192, 704.
Herkogame Blüthen 974.
Hermaphrodite Blüthen 924.
Heterospore Gefäßkryptogamen 909.
Heterostyle Blüthen 969, 971.
Hexenbesen 652.
Hohlräume im Holz 287.
Holz (secundäres) 187.
Holzbildung abhängig von Chlorophyll 620.
— abhängig von Rindendruck 704, 707.
Holz (Bluten des) 320.
Holzgefäße 161.
Holz leitet den Wasserstrom 275.
Holzparenchym 190, 434.
Humuspflanzen 6, 451.
Hybridation 955.
Hydrocharis 758.
Hydrotropismus 875.
Hypochlorin 383.
Hypoderma 169.
Hypophyse 536.

J.

Jahresringe des Holzes 191, 510, 532, 704.
Imbibition 249, 715.
— der Holzwände 288.
Impatiens 783.
Individuum 502.
Insekten bei der Bestäubung der Blüthen 971.
Insektivore Pflanzen 444, 452, 800.
Integument 917, 920, 928.
Intercalare Vegetationszonen 508.
Intercellularsubstanz 133.
Interfasciculares Cambium 186.
Internodien 570.
Intramoleculare Athmung 486.
Intussusception 501.
Inulin 405.
Invertin 415.
Jodquecksilber 724.
Isoëtes 913, 944.

K.

Kaffeebohne 934.
Kältestarre 725.
Kalyptra 897.
Kardinalpunkte der Temperatur 229.
Kartoffel (Lichtwirkung) 650.
— Correlation der Sprosse 612.
Kautschukstreifen als Rankenmodell 811.
Keimpflanzen (Ernährung) 451.
Keimung 6, 17, 24, 42, 47, 48, 72, 129, 395, 416, 420, 432, 434, 440, 452, 482, 491, 520, 563, 588, 855, 858.
Keimung der Equiseten 904.
— der Farne 908.
— der Marsilien 911.
— von Isoëtes 913.
— von Selaginella 915.
— der Coniferen 918.
Kernholz 192, 275.
Kern der Samenknospe 917, 920.
Kerntheilung 122.
Kieselsäure 347.
Kleisterbildung 410.
Kletterpflanzen 803.
Klinostat 835, 850, 877.

Klinostatenbewegung der Schlingpflanzen 823.
Knoblauch 984.
Knollen 71.
Knospe 52, 563, 573, 874.
Knospenschuppen 614.
Knoten der Grashalme 841.
Kohlehydrate 390.
Kohlensäure als Nährstoff 352.
— Zersetzung 357.
Kohlensäure als Athmungsprodukt 481, 483.
Kohlenstoff (Herkunft desselben) 351.
Koprophyten 76, 448.
Kork 195.
Korkwarzen 198.
Kreuzung der Individuen bei der sexuellen Fortpflanzung 980.
Krümmung der Wurzeln 258.
Krümmungsebene heliotrop. Organe 849.
Krümmung geotropischer Sprosse 829.
— geotropischer Wurzeln 844.
Krystalle (von oxalsaurem Kalk) 210, 471.
Krystalloide 402.
Krystalle verglichen mit Pflanzen 501, 729.
Krytalle, scheinbare Reizbarkeit 723.
Kürbispflanze (Anisotropie) 873.

L.

Labiles Gleichgewicht in reizbaren Organen 722, 724.
Länge des wachsenden Theils an Sprossaxen und Wurzeln 661.
Landpflanzen (Wurzelthätigkeit) 307.
Lateralität 589.
Lebensbedingungen 225.
Leimzotten 221.
Lemna 756
Lenticellen 198.
Libriformfasern 191.
Lichterzeugung durch Athmung 493.
Lichtfarben bei Assimilation 365.
— bei Schwärmzellen 749.
— bei period. beweglichen Blättern 779.
Lichtintensität bei Assimilation 364.
— bei Schwärmzellen 749.
Lichtstimmung der Schwärmzellen 748.
Lichtwirkung 232, 235, 300, 355, 361, 634, 682, 871.
— bei Schwärmsporen 744, 747.
— bei Heliotropismus 847.
Lithiumsalpeter 281, 304, 305.
Lohblüthe 750.
Luft im Holz 285.
Luftwurzeln 81.
Lycopodiaceen 912.
Lygodium 825.

M.

Männliche Befruchtungsorgane (Spermatozoen = Zoospermien) 884, 888, 891, 893.
Makrosporen 744, 910, 912, 913, 915.
Marchantia (Dorsiventralität und Lichtwirkung) 639, 863, 867.
Mark 698.
Markirung wachsender Theile 663, 667.
Markstrahlen 188, 434, 539.
Marsilia 910.
Maschine verglichen mit Pflanze 225, 735.
Mechanik des Wachsthums 687.
Meerrettig 983.
Menispermum 821.
Mesocarpus 754.
Metameren 586.
Micelle 248.
Mikropyle 917, 923, 931, 932.
Mikrosporen 744, 910, 912, 913, 915.
Milchröhren 203, 436.
Mimosa 717, 787, 800, 801.
Mittellamelle 133.
Molecularstruktur 246.
Monocotyle Pflanzen 507, 923, 935.
Monöcische Pflanzen 967.
Moose 81, 576, 582, 896.
Mucorineen 885, 887.
Mycelium 8, 461.
Myxomyceten 100, 521.

N.

Nachtstellung der Blätter 762.
Nachwirkung eines Reizes 728, 729.
— bei bewegl. Blättern 775.
Nährstoffe 339, 342.
— der Pilze 464.
Nahrungssalze 304.
Nacktsamige Pflanzen 925.
Narbe 926, 928.
Nebenwurzeln 866.
Nektarausscheidung 336.
Nektarium 931, 971.
Nepenthes 457, 806.
Nervatur der Blätter 57, 279.
Nichtcelluläre Pflanzen 129, 182, 440, 517, 853, 895.
Nuclein 104, 124, 943, 945.
Nutation 664.
— der Ranken 808.
— der windenden Sprosse 817.

O.

Oedogonium (Befruchtung 949.
Oogonien 892.
Optimum 229, 365.
Opuntia 629.
Orchideen 976.
Organbildende Stoffe 633.
Organbildung an Vegetationspunkten 559.
Orobanche 937.
Orthotrop 590, 861, 865.
Orthotrope Samenknospe 927.
Osmose 252.
Oxalis 732, 757, 772.
Oxalsaurer Kalk 393.

P.

Pandorina 893.
Paraphysen 887, 893.
Parasiten 33, 412, 444, 450, 462.
Parastichen 603.
Paratonische Lichtreize 767.
Parenchym 167, 434, 437.
— leitet Wasser 278.
Passive Bewegung durch Wachsthum 662.
Peltigera 865.
Peptone 465.
Peptonisirende Fermente 416.
Periderma 195.
Perikline Zellwände 531.
Periode (große des Wachsthums) 656.
Perioden von Tag und Nacht 237, 668.
Periodicität des Blutens 327.
— des Wachsthums 655, 681.
Periodische Bewegungen 731.
— — bei constanten Ursachen 732.
— — der Blätter 760.

Pflanzensäuren 691.
Phaseolus 768.
Phelloderma 196.
Phellogen 195.
Phosphorescenz durch Athmung 493.
Phototonus 726, 767.
Phylloxera 964.
Phylogenetische und physiologische Eigenschaften 807.
Physiologische Natur der Organe 5.
Phytelephas 984.
Pilze 448, 461, 466, 469, 471, 518.
— Fortpflanzung 885.
— Geotropismus 856.
— leuchtende 493.
Pinguicula 456, 864.
Pinus 918.
Piptocephalis 888.
Plagiotrop 594, 861, 863, 865.
Plasmodium 100, 750.
Plasmolyse 693.
Plastische Stoffe 427.
Polarität 587.
Pollen 119, 916, 922, 932, 958.
Pollensäcke 924, 932.
Pollenschlauch 916, 920, 922, 932, 953.
Pollinodium 886.
Polyembryonie 983.
Porosität der Erde 107.
Positiver und negativer Geotropismus 831.
— — — Heliotropismus 848.
— — — Hydrotropismus 877.
Postembryonales Wachsthum durch äußere Einflüsse verändert 641.
Profilstellung 755, 767.
Progressive Entstehung der Organe am Vegetationspunkt 567.
Protandrische Blüthen 972.
Prothallien (Dorsiventralität und Lichtwirkung) 637.
Prothallium der Equiseten 904.
— der Farne 908, 983.
— der Marsilien 912.
— der Selaginellen 915.
Protogyne Blüthen 972.
Protoplasma 94, 750.
— reizbarer Organe 780, 798.
— (Zusammenziehung) 254.
Protoplasmaströmung 231.
Pteris cretica 983.
Pyramidenform der Bäume 860.

Q.

Quellung 249, 715.
— der Holzwände 208.
Querspannung der Gewebe 697, 700, 701.

R.

Radiärer Bau 589, 861, 863, 864.
Randansammlungen der Schwärmzellen 745.
Randzellen 556.
Ranken 69, 666, 802, 804, 807.
Reaktion gegen äußere Einwirkungen 243, 714.
Rechtwinklige Schneidung der Peri- und Antiklinen 533.
Reciproke Hybridation 957.
Reducirte Organe 9, 883.
Regeneration 881.
Regulatoren der Transpiration 297.
Reizbarkeit (Wesen derselben) 735.
— der schlingenden Sprosse 824.
— des Protoplasmas 737, 751.
— der Ranken 809.
Reizbare Struktur 718.
Reizerscheinungen 626, 717.
Reizfortpflanzung 728, 781, 790, 798.
Reizkrümmungen 259.
Reizursache 718, 721.
Reproduktion von Organen an abgeschnittenen Pflanzentheilen 632.
Reservestoffbehälter 399.
Reservestoffe 395, 398, 401, 412.
Revolutive Nutation 817.
Rhizome 74.
Richtung des Schlingens 816.
— der Lichtwirkung (bei Heliotropismus) 851.
Ricinus 935.
Rinde 193.
— (Dickenwachsthum) 706.
Rindenrisse 704.
Ringförmige verdickte Gefäße 110.
Roggen (Secale), Bestäubung 970.
Rose von Jericho 716.
Rotation der Schwärmsporen 740.
— des Protoplasmas 753.
Rotirende Nutation 818.
Rudimentäre Organe 9, 883.
Ruheperioden 423.

S.

Salpeter als Nährstoff 351.
Salpeterkrystalle 723.
Salvia 974.
Salzlösungen 303.
Samenbildung 915, 918.
Same der Cycadeen 922.
Samenknospe 565, 920, 923, 931.
Samenkorn 937.
Samenpflanzen 919.
Samenschale 174, 922.
Sauerklee 732.
Sauerstoffabscheidung 358.
Sauerstoffathmung 480.
Saugung abgeschnittener Sprosse 291.
— — Blätter 305.
Scheidewand bei Zelltheilung 114.
Scheitel und Basis 584.
Scheitelzelle 115, 526, 542, 548, 552.
Schiefwinklige Schneidung der Anti- und Periklinen 538.
Schlafbewegungen 760, 768, 776, 785.
Schlauchgefäße 214.
Schlingende Sprosse 68, 666, 816.
Schlingpflanzen 803, 816.
Schmarotzer 76.
Schwärmsporen 99, 738, 951.
Schwefel der Eiweißstoffe 350, 393.
Schwefelkrystalle 724.
Schwerkraft 237, 829, 833.
Scitamineen 984.
Secretbehälter 203, 208.
Segmente der Scheitelzelle 549.
Selaginella 913.
Selbstbestäubung 970.
Selbsterwärmung durch Athmung 491.
Sensitive 787.
Sexualität 884, 888, 939, 942.
— der Bastarde 960.
Sexualzellen 939.
Sexuelle Affinität 957.
— Differenz 892.
Sicyos 806.
Siebröhren 163.

Siebröhren, physiol. Bedeutung 392, 435.
Siebtheil der Gefäßbündel 156, 429, 430.
Sinapis 848.
Sinnpflanze 789.
Skelete von Gefäßbündeln 154.
— von Kieselsäure 347.
Sklerenchym 171, 260, 277.
Sonnenrose 847.
Spaltöffnungen 117, 141, 298.
Speciesbastard 955.
Specifische Energien 734.
Specifisches Gewicht der Holzzellwände 286.
Spektralfarben bei der Assimilation 368.
— bei heliotr. Krümmung 852.
Spermatozoën (Zoospermien) 128, 738, 891, 944, 946.
Spindelfasern 124.
Spiralige Anordnung 591.
Spiraltheorie 601.
Spirogyra 891.
Spitzenwachsthum 662
Splint 192, 275.
Spontane Bewegungen 732, 733, 766, 778, 808.
Sporangium 884.
Spore 884, 887, 901, 903, 912, 940.
Sporenpflanzen 919.
Sporogonium der Moose 901.
Sprosse 5, 45.
— Organisation 55.
— Vegetationspunkt 48, 510, 512, 515, 560.
— der Muscineen 81.
— der Algen 84.
— der Pilze 86.
Stachelhaare 147.
Stacheln 70.
Stärke im Stoffwechsel 398, 429.
— (Amylum) als Assimilationsprodukt 371, 373, 376.
Stärkebildner 381.
Stärkekörner 407.
Stärkecellulose 409.
Stärkewanderung 430, 432.
Stammformen der Bastarde 961.
Starrezustände reizbarer Organe 725.
— — — in verschiedenen Gasen 727.
Staubfäden (reizbare) 795, 799, 928.
Steifheit 257.
Stellungsverhältnisse 590.
Stickstoff 350, 465.
Stoff und Form 633.
Stoffwanderung 435.
Stoffwechselprodukte 390.
Stolonen (Ausläufer) 81.
Stoßweise Änderungen des Wachsthums 671.
Strangscheiden 171.
Streckung 433, 511.
Struktur, reizbare 722, 736.
Succulenten 67.
Sympodien 73.
Synergiden 931.

T.

Tagesperioden 762, 775.
Tagstellung der Blätter 762.
Taxus 917.
Temperatur der Vegetation 228.
Temperaturänderung bei Blüthen 784.
Temperaturerhöhung durch Athmung 492.
Temperaturbeobachtung 673.
Tetraëdrische Zelltheilung 526.
Tetraphis 885.
Theorie des Heliotropismus 851.
— des Plagiotropismus 869.
Thladiantha 628.
Thränen 319.
Torsion 667, 818, 826, 874.
Tracheen 163, 190.
Trajektorien 531.
Transpiration 271, 293, 331.
Trapa 424, 859.
Trichogyne 890.
Trockenstarre 727.
Tropaeolum 806, 872.
Tropfenausscheidung 333.
Tüllen 708.
Tulipa (Öffnen der Blüthe) 783.
Tüpfel 109, 284.
Turgescenz der Bewegungsorgane 775.
Turgor 253, 674, 690.
— als Wachsthumsursache 689, 694.
— in Wurzeln 702.
— in Ranken 812.
Typische Formen 9, 886.

U.

Überwallung 532.
Umgekehrt wachsende Pflanzen 642.
Umkehrung von Schlingpflanzen 820.
Urzeugung 501.

V.

Vacuum (Wirkung auf reizbare Organe) 727.
Valisneria 825.
Variation 627.
— der Bastarde 959.
Varietäten 13, 955.
— Bastarde 956.
Vaucheria 98, 129, 753.
— Fortpflanzung 895.
Vegetationsorgane 3.
Vegetationspunkt 20, 48, 90, 433, 502, 505, 506, 509, 511, 543, 559, 942.
Vegetative Vermehrung 885, 984.
Verdunstung 272.
Vererbung durch Befruchtung 955.
— bei Bastarden 961.
Vergeilen im Finstern 644.
Verholzung 106.
Verkorkung 106.
Verkürzung reizbarer Organe 797, 842.
Vermehrung (der Pflanzen) 881.
Verschleimung 107, 396.
Verwachsung der Wurzeln mit den Bodentheilchen 312.
Verwandtschaft der Sexualzellen 966.
Verzweigung 572.
Viola 975.
Vitis (Weinstock) 963.
Volumenänderung durch Imbibition 250.
Volumenzunahme der Zellen 514.
Volvocineen 739.

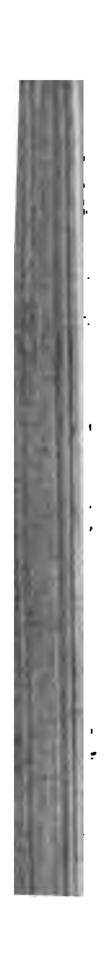
W.

Wachen (und Schlafen der Blätter 768.
Wachsthum 500.
— Änderungen durch äußere Einflüsse 626.
— Curve 674.
— und Wasseraufnahme 689.
— unter Gewebedruck 703.
— Arbeitsleistung (durch W.) 712.
— Axe 585.
— Perioden (jährliche) 423. 499.
— Perioden (tägliche) 681.

Wachsthum, Theorie 843.
— und Ernährung 500.
— im Finstern 362, 428, 643.
— bei Tag und Nacht 668, 675.
— Phasen 503.
— abhängig von dem Wachsthum anderer Organe 613.
— und Zelltheilung 113.
— der Ranken 812.
Wahlvermögen der Wurzeln 345.
Wanderung der plastischen Stoffe 427.
Wärmebildung durch Athmung 489.
Wärmestarre 725.
Wärme als Reizmittel 753.
Wärmekasten für das Mikroskop 743.
Wasseraufnahme in wachsende Zellen 689.
Wasserbewegung in Ranken 812.
Wasser in reizbaren Organen 791, 794.
Wasser in Erde 307.
Wasser im Holz 287.
Wasserbildung durch Athmung 489.
Wasserkulturen von Landpflanzen 340.
Wasserpflanzen 297, 306, 620.
Wasserströmung im Holze 269.
— im Parenchym 278.
— im Sklerenchym 277.
Weinrebe (Ranken) 804.
Weinstock (Bastarde) 963.
Wein, wilder (Ampelopsis) 810, 815.
Welken 256, 310, 317, 334, 691.
— abgeschnittener Sprosse 291.
Wellenlänge des Lichts bei der Assimilation 369.
Wimmeln der Schwärmzellen 743.
Winden der Ranken und Schlingpflanzen 803.
Wurzel 5, 16.
— Dickenwachsthum 199.
— Haare 25, 308.
— Haube (Kappe) 20, 553.
— der Algen 41.
— der Muscineen 37.
— der Parasiten 32.
— der Pilze 42.
— als Ernährungsorgan 295, 306.
— als Klammerorgan 32.
— Verlängerung 24.
— Verkürzung 27, 701.
— Verzweigung 22, 504.
Wurzel - Abwärtskrümmung 843.
— heliotrop. Krümmung 848.
Wurzelvegetationspunkt 29, 504, 511, 546, 578.
Wurzeln, Anisotropie 855, 862, 866.
Wurzelbildung abhängig von Chlorophyll 621.
Wurzel, Gewebespannung 701.
Wurzel in Quecksilber eindringend 711, 846.
Wurzel verkümmert 859.
Wurzel (Haupt-) ersetzt durch Nebenwurzel 861.

Z.

Zellbildung 125, 514.
Zellen 89, 134.
— künstliche 255.
Zellenanordnung 529.
Zellkern 95, 103.
— im Pollenkorn 932.
Zelltheilung 114.
Zelltheilungsgesetz 542.
— und Wachsthum 527, 543.
Zellwand 105.
— Bildung 125.
— (Schichtung) 108.
— Brechungen 525.
— Netz 529.
— Richtungen 530.
— Dehnbarkeit und Elasticität bei reizbaren Organen 799.
Zerstörung organischer Substanz durch Athmung 485.
Zoospermien (= Spermatozoen) 738, 740, 742, 894, 902, 915, 918, 943, 944.
Zoosporen 738.
Zucker 397, 429.
Zuwachs (Änderungen desselben) 658.
Zweck der Befruchtung 979.
Zweckmäßigkeit 14, 735.
Zwiebel 72, 75, 578, 881.
Zygospore 886.
Zygote 889, 890.



Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

VORLESUNGEN

ÜBER

PFLANZEN-PHYSIOLOGIE

VON

JULIUS SACHS.

ZWEITE HÄLFTE

(TITELBOGEN, BOGEN 28—62 UND REGISTER)

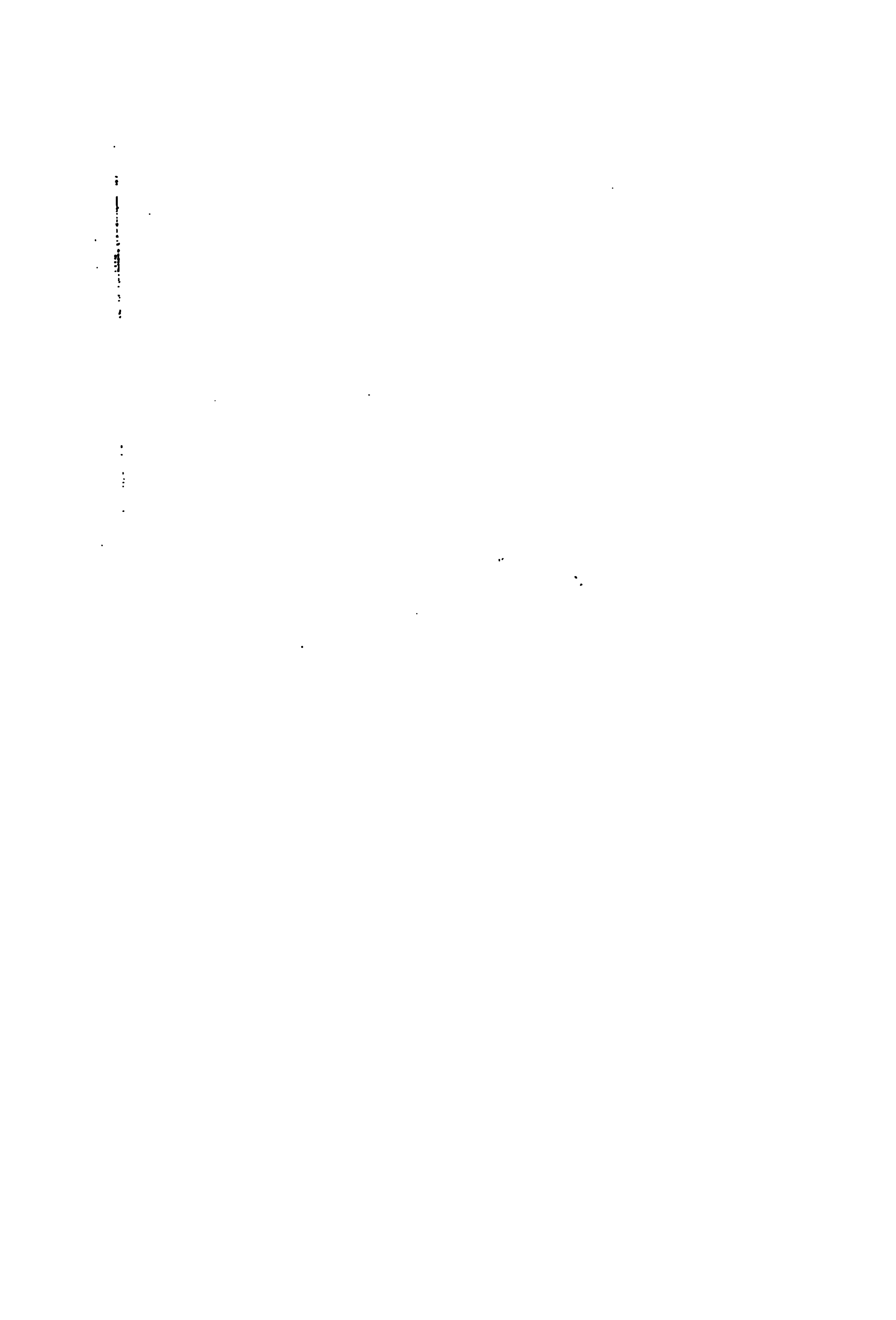
MIT FIGUR 241—455 IN HOLZSCHNITT.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1882.

1. Hälfte (Bogen 1—27). Mit Figur 1—240. 1882. ℳ 10.—.





Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.











